

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
Departamento de Ecología



**EFEECTO SOBRE EL SUELO DE LA HOJARASCA DE
ARBUSTOS EN LA SIERRA DE GUADARRAMA**

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR

PRESENTADA POR

Epifanio García Ibáñez

Bajo la dirección del doctor:
Francisco Bermúdez de Castro y Naya

Madrid, 2001

ISBN: 84-669-1693-8



UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE BIOLOGÍA
DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA



BIBLIOTECA

**EFFECTO SOBRE EL SUELO DE LA
HOJARASCA DE ARBUSTOS EN LA
SIERRA DE GUADARRAMA**



UNIVERSIDAD COMPLUTENSE



5314032138

Epifanio García Ibáñez

Madrid 2001



UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE BIOLOGÍA
DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA

EFFECTO SOBRE EL SUELO DE LA HOJARASCA DE ARBUSTOS EN LA SIERRA DE GUADARRAMA

Memoria presentada por
Epifanio García Ibáñez
para optar al grado de Doctor en Ciencias Biológicas
Programa Ecología y Medio Ambiente

Fdo.: Epifanio García Ibáñez

VºBº Director

Fdo.: Prof. Dr. Francisco Bermúdez de Castro y Naya

Madrid 2001

AGRADECIMIENTOS

Esta tesis se ha desarrollado en cuatro escenarios: el campo, el laboratorio, la bibliografía y el ordenador. La información obtenida en los tres primeros se ordenó en el cuarto hasta adquirir la forma definitiva. El campo está situado en un lugar de la Sierra de Madrid cerca del municipio de Guadarrama. El laboratorio ha sido el nº 7 del Departamento de Ecología de la Facultad de Biología de la Universidad Complutense de Madrid. La bibliografía se encuentra, fundamentalmente, en las bibliotecas del Centro Superior de Investigaciones Científicas (C.S.I.C.), aunque también en las de la Universidad. El ordenador está en el laboratorio y en mi casa.

Quiero dar las gracias a todas las personas, presentes y ausentes, que han influido positivamente durante la realización de mi doctorado.

Al Prof. Dr. Francisco Bermúdez de Castro y Naya, Profesor Titular del Departamento de Ecología de la Universidad Complutense de Madrid, mi director de tesis, por aceptarme, por prestarme su laboratorio y por su dirección flexible y eficaz, sin cuya dedicación, esfuerzo y paciencia este trabajo no hubiera sido posible.

A todo el personal del Departamento de Biología Vegetal de la Universidad San Pablo CEU por su amabilidad, especialmente al Dr. Francisco Llinares Pinel por el préstamo de un densímetro de Bouyoucos y a la Dra. Nuria Acero de Mesa por el del digestor y matraces Kjeldahl.

A la Dra. María Teresa Pérez Corona por sus aclaratorias indicaciones en ciertas cuestiones surgidas en el laboratorio.

A las Dras. María Esther Pérez Corona y María Fé Schmitz García por su asesoría en algunos análisis estadísticos.

Al Sr. Gonzalo Navarro García por la realización de las fotografías de los nódulos de las leguminosas.

A la Dra. Claudia Leonor Ardila Benavides, mi esposa, por su inestimable ayuda en la parte final de la tesis, principalmente en la búsqueda de información bibliográfica en Internet y en el tratamiento estadístico de datos.

A todos los compañeros del Departamento de Ecología de la Universidad Complutense de Madrid, en particular del laboratorio 7, a quienes he tenido el gusto de conocer.

A mis padres

"Conócete a ti mismo": a esto se reduce toda la ciencia.
Sólo cuando el hombre haya llegado a obtener el conocimiento
de todas las cosas podrá conocerse a sí mismo, pues las cosas
no son más que las fronteras del hombre (Nietzsche, 1886).

ÍNDICE

CONTENIDO

1- INTRODUCCIÓN

1.1- Ciclos del carbono y del nitrógeno en el sistema suelo-planta	1
1.1.1- Carbono	3
<i>Depósitos</i>	3
<i>Entradas y salidas</i>	4
<i>Bloqueos</i>	8
1.2.1- Nitrógeno	9
<i>Depósitos</i>	9
<i>Entradas y salidas</i>	9
<i>Bloqueos</i>	22
1.3.1- Interacciones entre los ciclos del carbono y del nitrógeno	23
1.2- Antecedentes	25
1.3- Objetivos	28

2- ZONA DE ESTUDIO

2.1- Delimitación y descripción del área de muestreo	30
2.2- Búsqueda de arbustos	33
2.3- Determinación de la zona de estudio	38

3- FENOLOGÍA DE LOS ARBUSTOS

3.1- Introducción	42
3.2- Materiales y métodos	43
3.3- Resultados y discusión	45
<i>Cytisus purgans</i>	45
<i>Cytisus scoparius</i>	45
<i>Adenocarpus hispanicus</i>	46
<i>Genista florida</i>	46
<i>Genista cinerea</i>	46
<i>Cistus laurifolius</i>	47

4- NODULACIÓN DE LAS LEGUMINOSAS

4.1- Introducción	50
4.2- Materiales y métodos	52
4.3- Resultados y discusión	52

5- DESFRONDE Y DESCOMPOSICIÓN DE LA HOJARASCA	
5.1- Introducción	55
<i>Desfronde</i>	55
<i>Descomposición de la hojarasca</i>	57
5.2- Materiales y métodos	67
<i>Muestreos</i>	67
<i>Análisis de la hojarasca</i>	69
<i>Tratamiento de los datos</i>	71
5.3- Resultados y discusión	72
<i>Desfronde</i>	72
<i>Descomposición de la hojarasca</i>	89
 6- MODIFICACIONES ORIGINADAS POR LAS PLANTAS EN EL SUELO	
6.1- Introducción	124
<i>Efecto dosel</i>	124
<i>Efecto rizosfera</i>	125
<i>Efecto hojarasca</i>	126
6.2- Materiales y métodos	133
<i>Recogida y tratamiento de las muestras de suelo</i>	133
<i>Degradabilidad de los suelos</i>	133
<i>Análisis de los suelos</i>	134
<i>Tratamiento de los datos</i>	137
6.3- Resultados y discusión	137
<i>Cambios provocados por las plantas en algunas características físicas, químicas y biológicas del suelo</i>	137
<i>Cambios provocados por las plantas en la distribución horizontal y vertical del carbono orgánico y del nitrógeno total del suelo</i>	160
 7- DISCUSIÓN GENERAL	178
 8- CONCLUSIONES	184
 9- BIBLIOGRAFÍA	187
 10- APÉNDICES	219
1- Presencia/ausencia de las 22 especies en los 120 cuadrados de 11.111 m ²	219
2- Frecuencia de aparición de las 22 especies en los 120 cuadrados de 11.111 m ²	221
3- Descripción de los 6 arbustos	222
4- Densidad y cobertura de los 6 arbustos en los 120 cuadrados de 4 m ²	230

5- Temperaturas y precipitaciones medias mensuales y anuales y los días de nieve al año para la altitud de 1200 m calculadas por el método de Gandullo et al. (1976)	233
6- Fenología de los 6 arbustos desde el 03-94 al 02-98	234
7- Desfronde mensual (g/m ² peso seco) de los 6 arbustos desde el 03-94 al 02-98	237
8- Carbono orgánico (%), nitrógeno total (%) y relación C/N del desfronde de los 6 arbustos	247
9- Porcentaje de tallos, hojas, flores y frutos y pérdida de peso al secar de 25 °C a 70 °C la hojarasca de los 6 arbustos recogida en mayo-septiembre (1994)	248
10- Masa remanente (g peso seco) de la descomposición de la hojarasca de los 6 arbustos enterrada desde el 13-10-94 al 11-12-94 (779 días)	249
11- Carbono orgánico (%), nitrógeno total (%), nitrógeno amonio (ppm), nitrógeno nitrato (ppm) y relación C/N remanentes de la descomposición de la hojarasca de los 6 arbustos enterrada desde el 13-10-94 al 11-12-94 (779 días)	252
12- Textura del suelo recogido debajo de los 6 arbustos y de un control sin arbustos el 19-10-96	255
13- Capacidad máxima de retención de agua (ml/g) de 5 g de suelo recogido debajo de los 6 arbustos y de un control sin arbustos el 27-8-97	255
14- pH del suelo recogido debajo de los 6 arbustos y de un control sin arbustos el 19-10-96	256
15- Capacidad de intercambio catiónico (cmol _c /kg) del suelo recogido debajo de los 6 arbustos y de un control sin arbustos el 27-8-97	256
16- Carbono orgánico (%), nitrógeno total (%), nitrógeno amonio (ppm), nitrógeno nitrato (ppm) y relación C/N del suelo recogido debajo de los 6 arbustos y de un control sin arbustos el 19-10-96	256
17- Carbono orgánico (%), nitrógeno total (%) y relación C/N del suelo recogido debajo de los 6 arbustos a 3 distancias y 3 profundidades el 15-5-97	257
18- Desprendimiento de CO ₂ (mgCO ₂ /20g) del suelo recogido debajo de los 6 arbustos y de un control sin arbustos el 27-8-97	258
19- Pérdida de peso al secar de 25 °C a 70 °C las tiras de papel Whatman 3MM	259
20- Masa remanente (g peso seco) de la descomposición de las tiras de papel Whatman 3MM enterradas en el suelo bajo los 6 arbustos y en un control sin arbustos desde el 29-03-97 al 12-08-97 (136 días)	259

FIGURAS

1- Depósitos y flujos principales de carbono y nitrógeno	2
2- Mapa del área de muestreo	30
3- Fotografía aérea del área de muestreo	34
4- Cuadrados de muestreo elegidos al azar	34
5- Frecuencia de aparición de las especies leñosas encontradas	35
6- Distribución de la abundancia de las especies leñosas en el área de muestreo	35
7- Cuadrado de papel milimetrado para calcular la densidad y cobertura	37
8- Densidad (individuos/ha) y cobertura (%) de las 6 especies de arbustos	37
9- Distribución de la densidad y cobertura de los 6 arbustos en el área de muestreo	38
10- Vista aérea de la zona de estudio	39
11- Vistas de la zona de estudio	40
12- Diagrama ombrotérmico de la zona de estudio	41
13- Fenología de los 6 arbustos entre el mes de marzo de 1994 y el mes de febrero de 1998	45
14- Viales con los nódulos	53
15- Nódulos de las leguminosas	53
16- Trampas para la hojarasca	67
17- Zanjas y disposición de las bolsas de hojarasca de los 6 arbustos	68
18- Desfronde de <i>Cytisus purgans</i>	74
19- Desfronde <i>Cytisus scoparius</i>	74
20- Desfronde de <i>Adenocarpus hispanicus</i>	75
21- Desfronde de <i>Genista florida</i>	75
22- Desfronde de <i>Genista cinerea</i>	76
23- Desfronde de <i>Cistus laurifolius</i>	76
24- Desfronde total de los 6 arbustos	77
25- Contribución de cada una de las 6 especies al desfronde total de las fracciones después de los 4 años de muestreo	77
26- Fracciones del desfronde total de cada una de las 6 especies después de los 4 años de muestreo	78
27- Carbono orgánico fácilmente oxidable (%) de las fracciones del desfronde de los 6 arbustos	81
28- Nitrógeno total (%) de las fracciones del desfronde de los 6 arbustos	83
29- Relación C/N de las fracciones del desfronde de los 6 arbustos	86
30- Masa remanente (g peso seco) en la descomposición de la hojarasca de los 6 arbustos	90
31- Masas remanentes en el tiempo de la descomposición de la hojarasca de los 6 arbustos halladas a partir de las tasas de descomposición (k) del modelo exponencial simple	93

32- Masa remanente de la descomposición de la hojarasca de los 6 arbustos ajustada al modelo exponencial simple negativo	94
33- Carbono orgánico absoluto (%) remanente de la hojarasca de los 6 arbustos durante el periodo de enterramiento	99
34- Carbono orgánico relativo (%) remanente de la hojarasca de los 6 arbustos durante el periodo de enterramiento	99
35- Carbono orgánico absoluto (%) remanente de la descomposición de la hojarasca de los 6 arbustos ajustado al modelo exponencial simple negativo	101
36- Nitrógeno total absoluto (%) remanente de la hojarasca de los 6 arbustos durante el periodo de enterramiento	104
37- Nitrógeno total relativo (%) remanente de la hojarasca de los 6 arbustos durante el periodo de enterramiento	104
38- Relación entre el nitrógeno total absoluto (%) y la masa (%) de la hojarasca remanente de los 6 arbustos durante el periodo de enterramiento	106
39- Nitrógeno total absoluto (%) remanente de la descomposición de la hojarasca de los 6 arbustos ajustado al modelo exponencial simple negativo	107
40- Nitrógeno amonio absoluto (ppm) remanente de la hojarasca de los 6 arbustos durante el periodo de enterramiento	110
41- Nitrógeno amonio relativo (%) remanente de la hojarasca de los 6 arbustos durante el periodo de enterramiento	110
42- Relación entre el nitrógeno amonio absoluto (ppm) y la masa (%) de la hojarasca remanente de los 6 arbustos durante el periodo de enterramiento	111
43- Nitrógeno amonio absoluto (ppm) remanente de la descomposición de la hojarasca de los 6 arbustos ajustado al modelo exponencial simple negativo	112
44- Nitrógeno nitrato absoluto (ppm) remanente de la hojarasca de los 6 arbustos durante el periodo de enterramiento	115
45- Nitrógeno nitrato relativo (%) remanente de la hojarasca de los 6 arbustos durante el periodo de enterramiento	115
46- Relación entre el nitrógeno nitrato absoluto (ppm) y la masa (%) de la hojarasca remanente de los 6 arbustos durante el periodo de enterramiento	116
47- Nitrógeno nitrato absoluto (ppm) remanente de la descomposición de la hojarasca de los 6 arbustos ajustado al modelo exponencial simple negativo	117
48- Relación C/N absoluta remanente de la hojarasca de los 6 arbustos durante el periodo de enterramiento	120
49- Relación C/N relativo (%) remanente de la hojarasca de los 6 arbustos durante el periodo de enterramiento	120
50- Relación C/N absoluta remanente de la descomposición de la hojarasca de los 6 arbustos ajustada al modelo exponencial simple negativo	122
51- Puntos de muestreo y sonda utilizada para la toma de muestras del suelo de los 6 arbustos a 3 distancias y 3 profundidades	134

52- Representación gráfica de las observaciones de los suelos en el plano definido por los dos primeros ejes de un análisis de componentes principales	139
53- Textura de los suelos de los 6 arbustos y de un suelo control	143
54- Capacidad máxima de retención de agua (ml/g) de los suelos de los 6 arbustos y de un suelo control	143
55- pH de los suelos de los 6 arbustos y de un suelo control	143
56- Capacidad de intercambio catiónico (cmol _c /kg) de los suelos de los 6 arbustos y de un suelo control	145
57- Carbono orgánico fácilmente oxidable (%) de los suelos de los 6 arbustos y de un suelo control	145
58- Nitrógeno total (%) de los suelos de los 6 arbustos y de un suelo control	145
59- Nitrógeno amonio (ppm) de los suelos de los 6 arbustos y de un suelo control	148
60- Nitrógeno nitrato (ppm) de los suelos de los 6 arbustos y de un suelo control	148
61- Relación C/N de los suelos de los 6 arbustos y de un suelo control	148
62- Desprendimiento de CO ₂ (mg CO ₂ /20 g) de los suelos de los 6 arbustos y de un suelo control durante el periodo de incubación	153
63- Desprendimiento medio de CO ₂ (mg CO ₂ /20 g) de los suelos de los 6 arbustos y de un suelo control	153
64- Tasas de descomposición de las tiras de papel Whatman 3MM (año ⁻¹) de los suelos de los 6 arbustos y de un suelo control	154
65- Factores edáficos de los suelos de los 6 arbustos y de un suelo control	159
66- Distribución del carbono orgánico de los suelos de los 6 arbustos	163
67- Distribución horizontal y vertical del carbono orgánico de los suelos de los 6 arbustos	165
68- Distribución del nitrógeno total de los suelos de los 6 arbustos	168
69- Distribución horizontal y vertical del nitrógeno total de los suelos de los 6 arbustos	170
70- Distribución de la relación C/N de los suelos de los 6 arbustos	174
71- Distribución horizontal y vertical de la relación C/N de los suelos de los 6 arbustos	176

TABLAS

1- Cantidades estimadas del carbono de algunos depósitos del sistema suelo-planta (Tg.10 ³)	4
2- Cantidades estimadas del carbono de algunos flujos del sistema suelo-planta (Tg.10 ³)	4
3- Cantidades estimadas del nitrógeno de algunos depósitos del sistema suelo-planta (Tg.10 ³)	9
4- Cantidades estimadas de nitrógeno en algunos flujos del sistema suelo-planta (Tg.10 ³)	10
5- Algunos microorganismos fijadores de nitrógeno	12
6- Clasificación de los rizobios	14
7- Clasificación actualizada de los rizobios	14
8- Observatorios meteorológicos empleados por Gandullo <i>et al.</i> (1976) para calcular la temperatura y precipitación medias según la altitud	41
9- Algunas características físicas y químicas medidas en los suelos de las parcelas muestreadas	41
10- Formas y tamaños (mm) de los nódulos	53
11- Hojarasca total anual del desfronde de bosques y matorrales de algunas regiones del mundo	56
12- Tasas de descomposición de la hojarasca de hojas de especies leñosas de algunas regiones del mundo calculadas según el modelo exponencial simple negativo para un periodo de 2 años	66
13- Porcentaje de tallos, hojas, flores y frutos de la hojarasca enterrada	68
14- Desfronde de los 6 arbustos (g/m ² peso seco) durante los 4 años de muestreo	73
15- Análisis de la varianza del desfronde de los 6 arbustos con 2 factores (año y especie)	78
16- Análisis de la varianza (Kruskal-Wallis) del desfronde de los 6 arbustos con 2 factores (año y fracción)	79
17- Análisis de la varianza del desfronde de los 6 arbustos con 2 factores (mes y especie)	80
18- Análisis de la varianza del carbono orgánico del desfronde de los 6 arbustos con 2 factores (especie y fracción)	82
19- Análisis de la varianza del nitrógeno total del desfronde de los 6 arbustos con 2 factores (especie y fracción)	85
20- Análisis de la varianza de la relación C/N del desfronde de los 6 arbustos con 2 factores (especie y fracción)	88
21- Masa remanente (g peso seco) de la descomposición de la hojarasca de los 6 arbustos durante el periodo de enterramiento	90

22- Tasas de descomposición (año ⁻¹) de la hojarasca de los 6 arbustos halladas a partir de las masas remanentes según el modelo exponencial simple	91
23- Tiempo (años) necesario para la descomposición de la hojarasca de los 6 arbustos hallado a partir de las tasas de descomposición del modelo exponencial simple	93
24- Análisis de la varianza de las masas remanentes y las tasas de descomposición según el modelo exponencial simple de la hojarasca de los 6 arbustos durante el periodo de enterramiento con 1 factor (especie)	95
25- Análisis de la varianza de la masa remanente de la hojarasca de los 6 arbustos durante el periodo de enterramiento con 2 factores (año y especie)	96
26- Análisis de la varianza (Kruskal-Wallis) de la masa remanente de la hojarasca de los 6 arbustos durante el periodo de enterramiento con 2 factores (mes y especie)	97
27- Carbono orgánico (%) remanente, absoluto y relativo, de la hojarasca de los 6 arbustos durante el periodo de enterramiento	98
28- Análisis de la varianza del carbono orgánico absoluto remanente de la hojarasca de los 6 arbustos durante el periodo de enterramiento con 2 factores (mes y especie)	102
29- Nitrógeno total (%) remanente, absoluto y relativo, de la hojarasca de los 6 arbustos durante el periodo de enterramiento	103
30- Análisis de la varianza del nitrógeno total absoluto remanente de la hojarasca de los 6 arbustos durante el periodo de enterramiento con 2 factores (mes y especie)	108
31- Nitrógeno amonio remanente, absoluto (ppm) y relativo (%), de la hojarasca de los 6 arbustos durante el periodo de enterramiento	109
32- Análisis de la varianza del nitrógeno amonio absoluto remanente de la hojarasca de los 6 arbustos durante el periodo de enterramiento con 2 factores (mes y especie)	113
33- Nitrógeno nitrato remanente, absoluto (ppm) y relativo (%), de la hojarasca de los 6 arbustos durante el periodo de enterramiento	114
34- Análisis de la varianza del nitrógeno nitrato absoluto remanente de la hojarasca de los 6 arbustos durante el periodo de enterramiento con 2 factores (mes y especie)	118
35- Relación C/N remanente, absoluta y relativa (%), de la hojarasca de los 6 arbustos durante el periodo de enterramiento	119
36- Análisis de la varianza de la relación C/N absoluta remanente de la hojarasca de los 6 arbustos durante el periodo de enterramiento con 2 factores (mes y especie)	123
37- Valores de las propiedades analizadas en los suelos bajo los 6 arbustos y en un suelo control	138

38- Varianza absorbida y factores de carga de los 2 ejes del análisis de componentes principales	139
39- Análisis de la varianza de la textura de los suelos de los 6 arbustos y de un suelo control con 1 factor (suelo)	141
40- Análisis de la varianza de la capacidad máxima de retención de agua de los suelos de los 6 arbustos y de un suelo control con 1 factor (suelo)	142
41- Análisis de la varianza del pH de los suelos de los 6 arbustos y de un suelo control con 1 factor (suelo)	142
42- Análisis de la varianza de la capacidad de intercambio catiónico de los suelos de los 6 arbustos y de un suelo control con 1 factor (suelo)	144
43- Análisis de la varianza del carbono orgánico de los suelos de los 6 arbustos y de un suelo control con 1 factor (suelo)	146
44- Análisis de la varianza del nitrógeno total de los suelos de los 6 arbustos y de un suelo control con 1 factor (suelo)	147
45- Análisis de la varianza del nitrógeno amonio de los suelos de los 6 arbustos y de un suelo control con 1 factor (suelo)	149
46- Análisis de la varianza del nitrógeno nitrato de los suelos de los 6 arbustos y de un suelo control con 1 factor (suelo)	150
47- Desprendimiento de CO ₂ (mgCO ₂ /20 g) de los suelos de los 6 arbustos y de un suelo control	151
48- Análisis de la varianza del desprendimiento de CO ₂ de los suelos de los 6 arbustos y de un suelo control con 2 factores (día y suelo)	152
49- Masas remanentes (g peso seco), porcentaje descompuesto y tasas de descomposición (año ⁻¹), halladas según el modelo exponencial simple, de las tiras de papel Whatman 3MM enterradas en los suelos de los 6 arbustos y en un suelo control durante 136 días	154
50- Análisis de la varianza de las tasas de descomposición de las tiras de papel Whatman 3MM, enterradas en los suelos de los 6 arbustos y en un suelo control durante el periodo de estudio, con 1 factor (suelo)	155
51- Carbono orgánico (%) de los suelos de los 6 arbustos a 3 distancias y 3 profundidades	161
52- Análisis de la varianza del carbono orgánico de los suelos de los 6 arbustos con 2 factores (distancia y profundidad)	162
53- Nitrógeno total (%) de los suelos de los 6 arbustos a 3 distancias y 3 profundidades	166
54- Análisis de la varianza del nitrógeno total de los suelos de los 6 arbustos con 2 factores (distancia y profundidad)	167
55- Relación C/N de los suelos de los 6 arbustos a 3 distancias y 3 profundidades	172
56- Análisis de la varianza de la relación C/N de los suelos de los 6 arbustos con 2 factores (distancia y profundidad)	173

1- INTRODUCCIÓN

Aunque el objetivo principal de este trabajo no es estudiar cada uno de los flujos del carbono y del nitrógeno de forma detallada, se ha considerado oportuno hacer una breve revisión de éstos, debido a que hay ciertas partes de los ciclos, como la que corresponde al sistema suelo-planta, que son importantes en el desarrollo y análisis de los resultados de la presente tesis.

1.1- Ciclos del carbono y del nitrógeno en el sistema suelo-planta

El carbono y nitrógeno son elementos esenciales para los seres vivos y junto al oxígeno e hidrógeno constituyen el 99% de la masa de muchas células (Lehninger, 1983). Estos elementos circulan de forma ininterrumpida a lo largo del suelo, agua y atmósfera, pasando por la materia viva donde se asocian en las sustancias orgánicas (Ramade, 1977).

Los tres depósitos considerados en el estudio de los ciclos del carbono y del nitrógeno en el sistema suelo-planta son las plantas, el suelo y los sedimentos (rocas sedimentarias y combustibles fósiles). Las entradas y salidas de carbono y nitrógeno de esos depósitos se dan entre atmósfera-oceanos y sistema suelo-planta, entre plantas y suelo y entre suelo y sedimentos (Fig. 1, pág. 2).

El suelo, medio natural para el desarrollo de las plantas, está habitado por una comunidad diversa y compleja de microorganismos (algas, bacterias y hongos) y microfauna (amebas, artrópodos, flagelados, nemátodos y otros). En el suelo coexisten tres fases en equilibrio, una fase sólida compuesta por partículas minerales y orgánicas que se asocian en agregados, una fase líquida que rodea a modo de película a la fase sólida y una fase gaseosa que ocupa la parte del espacio de poros entre las partículas del suelo que no están llenas de agua. Los microorganismos hallan nichos adecuados para desenvolverse en la superficie de las partículas, en el interior de los agregados o asociados a las raíces de las plantas, quedando ese conjunto inmerso en la atmósfera del suelo y en la solución acuosa. Las plantas conservan la calidad del suelo, ya que preservan su estructura, lo protegen de la erosión y lo mantienen con un nivel adecuado de nutrientes asimilables, materia orgánica y microorganismos (Barea, 1998). Cuando la planta absorbe un determinado nutriente, la fase sólida tiende a restituir el equilibrio mediante la liberación de ese nutriente de nuevo a la fase líquida. Por el contrario, cuando se enriquece la fase líquida por un abonado, parte de éste queda fijado en la fase sólida (López Ritas & López Melida, 1990).

El carbono atmosférico, en forma de CO_2 , entra en las plantas fijado por fotosíntesis y, luego, los residuos vegetales se acumulan y transforman en el suelo liberando CO_2 de nuevo a la atmósfera (Schlesinger, 1977). El carbono circula desde las hojas hasta las raíces y retorna al suelo cuando las raíces mueren, a través de la caída de hojarasca y por el lavado de materia orgánica de las partes aéreas de las plantas (Lytle & Cronan, 1998). Asimismo, las raíces absorben el nitrógeno del suelo, en forma de NO_3^- o NH_4^+ y sus residuos se mineralizan devolviendo NH_4^+ (Paul & Clark, 1989). Desde la raíces, el NH_4^+ se transfiere a aminoácidos o

amidas para ser utilizados por la planta y el NO_3^- se distribuye a otras partes de la planta directamente o se reduce a NH_4^+ para formar, también, aminoácidos o amidas (Tamm, 1991). Además, las plantas, principales suministradoras de sustratos energéticos al suelo, exudan por las raíces carbono y nitrógeno en forma de compuestos orgánicos como aminoácidos, péptidos, proteínas, vitaminas, enzimas, azúcares, ácidos orgánicos, flavonoides y hormonas, que estimulan la actividad de los microorganismos. A su vez, los microorganismos aportan carbono y nitrógeno en forma de nutrientes a la planta. Ciertas plantas se asocian en simbiosis con microorganismos como hongos y bacterias. Cuando esta asociación se da entre determinados hongos y las raíces se forman las micorrizas, que a modo de sistema radical complementario,

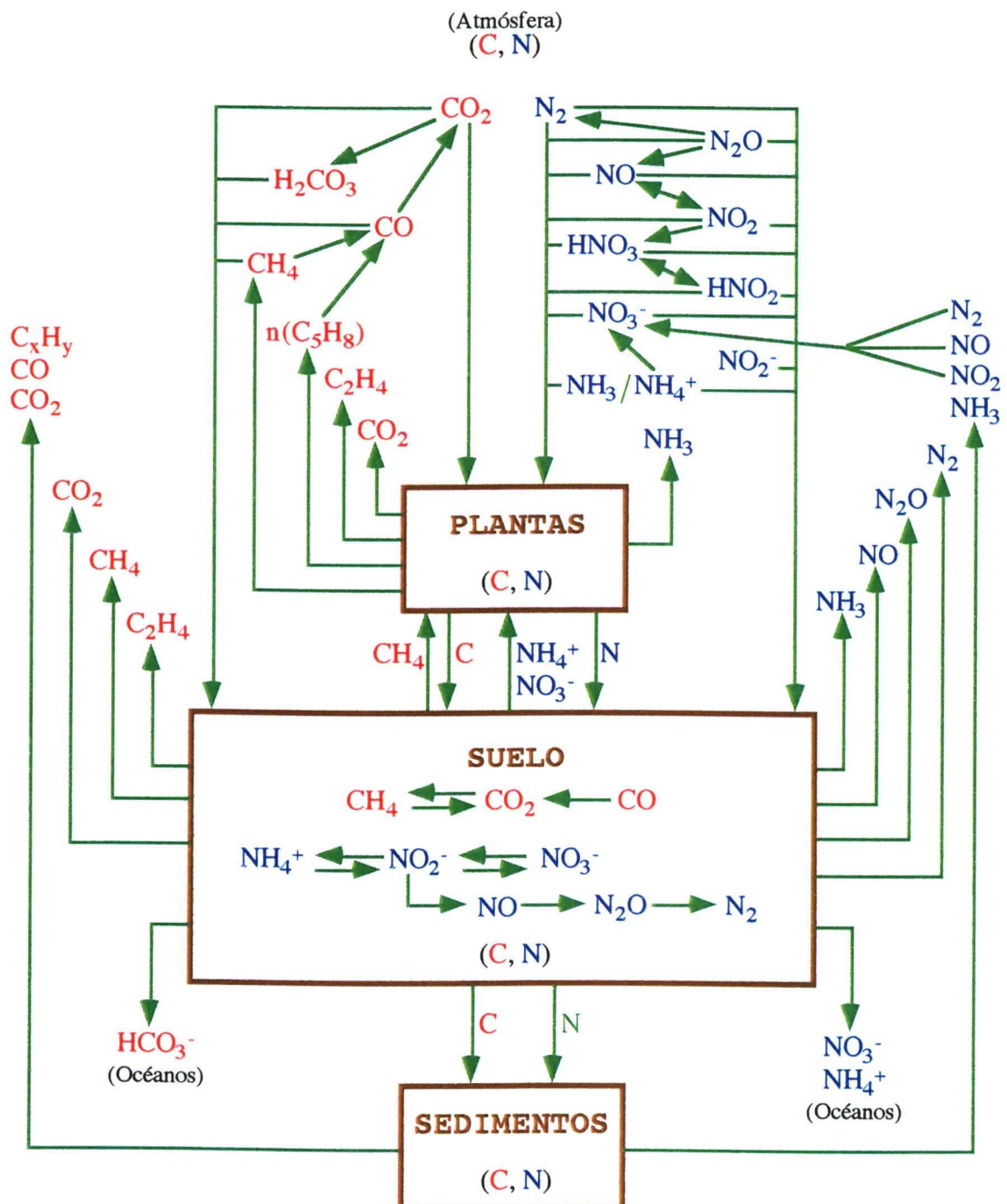


Fig. 1. Depósitos y flujos principales de carbono y nitrógeno.

ayudan a la planta a adquirir nutrientes minerales y agua del suelo. Si la simbiosis se da con bacterias fijadoras de nitrógeno atmosférico, el N_2 se reduce a NH_3 que es asimilado por la planta (Barea, 1998).

La hojarasca se descompone, a través de procesos físicos y químicos, en dos etapas: Primero la microfauna del suelo desmenuza la hojarasca en trozos pequeños que pueden ser reducidos químicamente y, luego, a través de la actividad de microorganismos estos trozos pequeños de materia orgánica se reducen más y se degradan hasta formas minerales, que pueden ser tomadas por plantas o microorganismos, lixiviadas o liberadas a la atmósfera (Aerts, 1997a). El NH_4^+ del suelo es absorbido rápidamente por raíces y microorganismos y transferido de nuevo a forma orgánica. Además, las bacterias nitrificantes oxidan el NH_4^+ a NO_3^- y las desnitrificantes reducen el NO_3^- a formas gaseosas de nitrógeno (NO , N_2O y N_2).

Los ciclos del carbono y nitrógeno están acoplados a través de los procesos de acumulación y descomposición de biomasa en el suelo y de inmovilización en los seres vivos. En particular, los requerimientos de nitrógeno por la fotosíntesis, ligados a niveles relativamente bajos de nitrógeno disponible en muchos ecosistemas terrestres, causan que el carbono fijado por las plantas y almacenado en el suelo esté regulado por el ciclo del nitrógeno. Sin embargo, actividades humanas, como la deforestación y la emisión a la atmósfera de CO_2 y óxidos de nitrógeno por el consumo de combustibles fósiles, han desacoplado los ciclos terrestres del nitrógeno y carbono. Así, un clima más caliente, producido por el aumento del CO_2 en la atmósfera, incrementa la descomposición, la salida de CO_2 del suelo a la atmósfera, la mineralización del nitrógeno, el crecimiento de las plantas y el almacén de carbono, hasta que el nitrógeno llegue a ser limitante. Asimismo, la deposición elevada de nitrógeno, producido por el alza de óxidos de nitrógeno en la atmósfera, contribuye al incremento del carbono secuestrado en plantas y suelo y a las pérdidas de nitrógeno disponible, hasta que el sistema esté saturado, momento en el que se produce la acidificación y el empobrecimiento del suelo, lo que conduce a la disminución de la fijación de carbono por las plantas (Asner *et al.*, 1997).

1.1.1- Carbono

Depósitos

En la atmósfera y las rocas sedimentarias el carbono se almacena sobre todo como formas inorgánicas de dióxido de carbono y carbonato cálcico respectivamente. Sin embargo, se acumula en forma de carbono orgánico en la vegetación, suelo y combustibles fósiles. La mayor parte del carbono se encuentra oxidado en forma de carbonatos en las rocas calizas, mientras que el carbono de la biomasa y necromasa y de los combustibles fósiles, derivados de aquellas, se halla reducido principalmente (Grant & Long, 1989). El segundo depósito en cantidad de carbono corresponde a los combustibles fósiles que incluyen petróleo, carbón y gas natural. En la Tab. 1 (pág. 4) se encuentran algunas cantidades estimadas de los depósitos de carbono.

Tab. 1. Cantidades estimadas del carbono de algunos depósitos del sistema suelo-planta ($Tg \cdot 10^3$).

Depósito	Forma química	Cantidad ($Tg \cdot 10^3$)	Referencia
atmósfera	dióxido de carbono	760	Houghton & Woodwell, 1989
vegetación	carbono orgánico	560	Houghton & Woodwell, 1989
suelo	carbono orgánico	1500	Smil, 1985 Houghton & Woodwell, 1989
rocas sedimentarias	carbonatos	7000000	Smil, 1985
combustibles fósiles	hidrocarburos	5000-10000	Paul & Clark, 1989 Houghton & Woodwell, 1989
petróleo	hidrocarburos líquidos	230	Smil, 1985
carbón	hidrocarburos sólidos	5310	Smil, 1985
gas natural	hidrocarburos gaseosos	143	Smil, 1985

Entradas y salidas

Los flujos de carbono en el sistema suelo-planta se dan principalmente con la atmósfera por medio de agentes intermediarios. Así, el carbono atmosférico entra a través de las plantas, de algunos microorganismos del suelo y del agua de lluvia. Por otro lado, el carbono del sistema suelo-planta sale a la atmósfera mediante procesos bióticos (respiración y fermentación), abióticos (agua, viento y volcanes) y antrópicos. Además, el carbono circula entre los depósitos de las plantas y del suelo y sale del depósito del suelo para entrar en el de los sedimentos. En la Tab. 2 (pág. 4) se encuentran algunas cantidades estimadas de los flujos anuales de carbono.

Tab. 2. Cantidades estimadas del carbono de algunos flujos del sistema suelo-planta ($Tg \cdot 10^3$).

Fuente	Agente	Depósito	Forma química	Cantidad anual ($Tg \cdot 10^3$)	Referencia
atmósfera	fotosintetizadores	vegetación	dióxido de carbono	100	Smil, 1985 Houghton & Woodwell, 1989
vegetación	fotosintetizadores	atmósfera	dióxido de carbono	50	Smil, 1985 Houghton & Woodwell, 1989
vegetación	plantas	suelo	carbono orgánico	37.5	Schlesinger, 1977
suelo	descomponedores	atmósfera	dióxido de carbono	75	Schlesinger, 1977
atmósfera	metanotróficos	suelo	metano	0.02-0.06	Roslev, 1997
suelo	viento	atmósfera	dióxido de carbono	0.02	Smil, 1985
suelo	agua (erosión)	océano	carbono inorgánico	0.1	Smil, 1985
suelo	agua	océano	carbono orgánico	0.4	Smil, 1985
suelo	viento	océano	carbono orgánico	0.001	Smil, 1985
combustibles fósiles	hombre	atmósfera	óxidos de carbono, hidrocarburos	5	Smil, 1985 Houghton & Woodwell, 1989
vegetación (quema)	hombre	atmósfera	dióxido de carbono	2	Smil, 1985 Houghton & Woodwell, 1989
suelo	sedimentación	sedimentos	carbonatos, hidrocarburos	0.5	Smil, 1985
suelo	sedimentación	sedimentos	carbonatos	0.05	Smil, 1985

Organismos fotosintetizadores

Del carbono fijado en forma de CO_2 por los organismos fotosintetizadores terrestres, que incluyen tanto a los vegetales como a algunos microorganismos del suelo, el 50% se destina al

crecimiento y el 50% restante se excreta de nuevo a la atmósfera por respiración en forma de CO₂ (Tab. 2, pág. 4). Las hojas de las plantas pueden absorber algo de este CO₂ liberado (Berry *et al.*, 1997).

La cantidad de carbono fijado por las partes verdes de las plantas varía con la del CO₂ atmosférico, de forma que, cerca del suelo, donde la concentración de CO₂ es mayor, las hojas fijan más carbono que en lo alto de la planta (Berry *et al.*, 1997). Asimismo, el potencial de fijación de carbono aumenta con la evapotranspiración, que está ligada a la precipitación, a las propiedades hidrológicas del suelo y a la radiación (Schimel *et al.*, 1997).

Algunos árboles y arbustos emiten carbono orgánico a la atmósfera en forma de isoprenos y terpenos volátiles (Ramade, 1977, Owen *et al.*, 1997) que en la atmósfera se convierten en monóxido de carbono por oxidación fotoquímica (Ramade, 1977). Así, leñosas mediterráneas como *Pinus halepensis*, *Cistus albidus*, *Arbutus unedo*, *Erica arborea*, *Quercus coccifera* y *Quercus ilex*, emiten cantidades grandes de terpenos (0.51-5.64% del carbono fijado en la fotosíntesis), sobre todo en primavera (Llusia & Peñuelas, 2000). Además, plantas y bacterias sintetizan etileno, metabolito volátil que puede escapar a la atmósfera (Grant & Long, 1989).

Las plantas pueden transferirse nutrientes como agua, carbono y fósforo a través de una red de micorrizas asociadas a las raíces que enlazan unas con otras (Brownlee *et al.*, 1983). El porcentaje de carbono transferido entre plantas C₃ y C₄ oscila alrededor del 10% del carbono transportado de las hojas a las raíces (Watkins *et al.*, 1996), mientras que en plantas de la misma especie llega al 41% (Graves *et al.*, 1997).

Las plantas suministran al suelo una parte de su carbono tisular total en forma de carbono orgánico a través de la hojarasca y de los exudados radicales. La cantidad anual estimada de carbono que entra en el suelo a partir de los restos vegetales (Tab. 2, pág. 4) supone el 7% del carbono contenido en la vegetación (Schlesinger, 1977).

Organismos descomponedores

Una fracción del carbono contenido en los residuos vegetales pasa a formar parte de la materia orgánica del suelo tras el proceso de descomposición, otra fracción se integra en la biomasa de los organismos descomponedores y el resto retorna a la atmósfera en forma de CO₂, como consecuencia de la respiración. A su vez, el carbono orgánico de los organismos edáficos vuelve al suelo tras su muerte o pasa a formar parte de la biomasa de otro organismo depredador que, a su vez, desprende CO₂ al medio. Se ha estimado que los suelos del mundo emiten anualmente a la atmósfera por respiración una cantidad de carbono doble de la que entró a través de los residuos vegetales (Tab. 2, pág. 4).

El carbono de los residuos vegetales se encuentra en forma de celulosa, hemicelulosa, azúcares, ácidos orgánicos y lignina. Celulosa, hemicelulosa, azúcares y ácidos orgánicos constituyen el 15% del carbono del suelo y se degradan fácilmente si están libres. Sin embargo, se hacen bastante resistentes cuando están integrados en los agregados del suelo (Paul & Clark,

1989) o englobados por la lignina que forma una barrera eficaz contra microorganismos y enzimas (Dommergues, 1971); la lignina se degrada difícilmente y da lugar a la mayoría del material que compone el humus (Grant & Long, 1989).

Microorganismos metanotróficos y metanogénicos

Los microorganismos metanotróficos del suelo fijan el carbono atmosférico en forma de metano (Tab. 2, pág. 4), de tal manera que una parte la utilizan como fuente de carbono en la síntesis de macromoléculas celulares y otra la excretan a la atmósfera por respiración en forma de CO₂. Así, en la zona de actividad metanotrófica máxima (12 a 18 cm de profundidad) y a una temperatura de 20 °C, el 38-43% del CH₄ oxidado se convierte en biomasa microbiana con una producción diaria en CO₂ del 1% del carbono asimilado (Roslev et al., 1997). Algunos microorganismos metanotróficos, como *Methylomonas*, *Methylococcus* o *Methanomonas*, oxidan el CH₄ transformándolo primero en metanol y luego en formaldehído que se incorpora a su biomasa (Grant & Long, 1989). El consumo de CH₄ por microorganismos aerobios en suelos forestales se localiza por debajo de la superficie del suelo debido, entre otras cosas, a que existen compuestos orgánicos inhibitorios de la oxidación del CH₄ en la capa superficial de hojarasca (Amaral & Knowles, 1997).

Los microorganismos metanogénicos del suelo producen CH₄ en vez de CO₂ como resultado de su metabolismo respiratorio anaeróbico. Todas las bacterias metanogénicas, como las arqueobacterias *Methanococcus* y *Methanosarcina*, son capaces de reducir CO₂ a CH₄ utilizando H₂ como donador de electrones (Grant & Long, 1989). En suelos orgánicos y húmedos, las emisiones máximas de CH₄ desde las capas de hojarasca y suelo (0-5 cm), a través de las actividades de descomposición anaeróbica de la materia orgánica, coinciden con el final de la época árida y con la disponibilidad de nutrientes nitrogenados (Musacchio et al., 1996). Durante el proceso de compostaje de residuos orgánicos, el potencial redox bajo y las temperaturas altas proporcionan condiciones convenientes para las bacterias termofílicas productoras de CH₄ como *Methanobacterium thermoautotrophicum* (Hellmann et al., 1997). El CH₄ producido en las turberas, a un pH no inferior a 6, se transporta a la superficie del suelo por burbujeo, difusión y a través de los sistemas radicales de las plantas. Las plantas acuáticas estimulan las tasas de emisión de CH₄ al servir como conductoras de gases por medio del parénquima aerífero, por el cual el CH₄ producido se comunica con el aire atmosférico a través de los estomas de hojas y tallos (Aerts & Toet, 1997).

Carbóxidobacterias

Las carbóxidobacterias, un grupo que incluye a *Alcaligenes*, *Azotobacter*, *Derxia*, *Pseudomonas*, *Seliberia* y *Achromobacter*, fijan el carbono atmosférico en forma de CO y lo oxidan aeróbicamente a CO₂ que sale a la atmósfera (Stanier et al., 1988, Grant & Long, 1989). También pueden oxidar el CO a CO₂ los metanotróficos (Grant & Long, 1989) y ciertos hongos

del suelo (Wark & Warner, 1990).

Agua y viento

El carbono atmosférico entra en el suelo en forma de ácido carbónico cuando el CO_2 atmosférico se disuelve en el agua de lluvia. El H_2CO_3 reacciona químicamente con el carbonato cálcico de las rocas que contienen minerales de calcio y silicatos dando lugar a bicarbonato cálcico, que libera iones de Ca^{++} y HCO_3^- en el agua contenida en el suelo (Meléndez & Fuster, 1984, Kasting *et al.*, 1988) y CO_2 que escapa a la atmósfera transportado por el viento (Tab. 2, pág. 4). El HCO_3^- sale del sistema a través del agua del suelo hacia los arroyos y ríos y, en último término, hasta los océanos (Kasting *et al.*, 1988). En la Tab. 2 (pág. 4) se encuentran las salidas anuales de carbono como consecuencia de la erosión por el agua, en forma de carbono orgánico disuelto y particulado, a través de los ríos hasta el océano, y la del carbono transportado por el viento hacia los océanos.

Volcanes

El carbono contenido en forma de CaCO_3 en los sedimentos orgánicos carbonatados, puede salir a la atmósfera en forma de CO_2 , por un proceso de metamorfismo de los carbonatos. Cuando el CaCO_3 a presiones y temperaturas altas reacciona con el silicio, se forman rocas silicatadas y se desprende CO_2 que sale a la atmósfera a través de fisuras del fondo de los océanos o, más violentamente, por erupciones volcánicas, en la vecindad de los bordes de las placas tectónicas (Kasting *et al.*, 1988).

Actividad antrópica

Los gases invernadero, como el CH_4 , los halocarbonos y sobre todo el CO_2 , que se emiten a la atmósfera de forma creciente cada año, fundamentalmente por el consumo de combustibles fósiles y, en menor grado, a través de otras actividades industriales y agrícolas, contribuyen al alza de la temperatura media del planeta registrada en los últimos cien años (Keeling, 1997). Además, el incremento del CO_2 atmosférico influye notablemente sobre el ciclo global del carbono, ya que causa el aumento de la producción vegetal de forma directa y de la tasa de descomposición de la materia orgánica del suelo indirectamente (Trumbore, 1997).

En la Tab. 2 (pág. 4) se encuentra la cantidad anual de carbono emitida a la atmósfera, principalmente en forma de CO_2 , CO e hidrocarburos, generada por el consumo de combustibles fósiles. El CO_2 proviene sobre todo de la combustión de carbones, gasolinas y gas natural, mientras que el CO e hidrocarburos, de la combustión incompleta de gasolinas en motores de automóviles y unidades de calefacción (Wark & Warner, 1990).

La combustión de restos de biomasa, la quema de rastrojos, la producción de cemento y la combustión de basuras sólidas también contribuyen a las emisiones de CO_2 (Smil, 1985). En

la Tab. 2 (pág. 4) se halla la cantidad de CO₂ anual emitida a la atmósfera por la deforestación y posterior combustión de la biomasa.

Las actividades digestivas de ciertos animales también generan CH₄ a través de microorganismos metanogénicos como *Methanobrevibacter* y *Methanomicrobium* que viven en el estómago de bóvidos, óvidos y cápridos y en el tracto gastrointestinal de otros mamíferos, incluido el hombre (Grant & Long, 1989).

Bloqueos

El carbono integrado en la materia orgánica se puede capitalizar en forma de estructuras ecológicas más o menos complejas, como madera, humus, carbón o petróleo, que persisten durante mucho tiempo (Díaz Pineda, 2000). El carbono se acumula en el suelo cuando hay un retraso entre la fijación de carbono por las plantas y su posterior liberación a la atmósfera durante la descomposición de la materia orgánica. La estabilización y destino de la materia orgánica del suelo, según Trumbore (1997), depende de la calidad del residuo vegetal y del ambiente físico del suelo (contenido de arcilla y otros minerales, pH, disponibilidad de O₂ y formación y rotura de agregados). La estructura del suelo ejerce un control dominante sobre la estabilización de la materia orgánica, ya que, a largo plazo, la mayor parte queda protegida en un depósito heterogéneo, al asociarse con partículas de arcilla y limo y situarse en microagregados ($\phi < 150 \mu\text{m}$) que contienen las fracciones más estables de la materia orgánica del suelo, donde se preserva (Hassink & Dalenberg, 1996).

Dado que la mayoría de los organismos descomponedores de la materia orgánica edáfica son aerobios, en ambientes anóxicos, aunque el proceso de descomposición continúe por medio de los microorganismos anaerobios, se hace relativamente ineficaz y la materia orgánica se acumula en forma de humus, cuyo tiempo de residencia es de 5-2000, años según el tipo de suelo. Las turberas que, con un 55% de carbono aproximadamente representan un bloqueo del ciclo del carbono, se desarrollan en situaciones donde la falta de O₂ puede prolongarse durante periodos largos de tiempo, debido a la saturación hídrica del estrato sujeto a degradación (Grant & Long, 1989). Las turberas del hemisferio norte almacenan $4.55 \cdot 10^5$ Tg de carbono, con una tasa anual de acumulación de 76 Tg (Aerts & Toet, 1997).

El carbono fósil fue secuestrado hace miles de años en las turbas y, hace decenas y cientos de millones de años, en carbones, petróleos y gases (Smil, 1985). Los efectos superpuestos y prolongados de la temperatura y de la presión durante ciertos periodos geológicos incrementan el contenido de carbono hasta el 73% en los lignitos, 83% en las hullas y 94% en las antracitas. El petróleo se generó en los sedimentos de cuencas marinas relativamente cerradas y protegidas, donde la actividad microbiana sobre los restos de fitoplancton produjeron unos residuos que, al ser enterrados, se transformaron en un complejo insoluble que se condensó en las rocas sedimentarias (Grant & Long, 1989). Las entradas anuales de carbono en el depósito de los sedimentos y las del sedimentado como carbonatos se hallan en la Tab. 2 (pág. 4).

1.1.2- Nitrógeno

Depósitos

En la atmósfera el nitrógeno se almacena principalmente en la forma inorgánica N_2 , aunque también hay otros gases como N_2O , NO , NO_2 y NH_3 y aerosoles como NH_4^+ y NO_3^-/NO_2^- . En la vegetación, suelo y combustibles fósiles se acumula como nitrógeno orgánico. La mayor parte del nitrógeno mineral del suelo es NH_4^+ fijado en el complejo arcilla-humus (Kudeyarov, 1981, Smil, 1985), aunque también hay NH_4^+ , NO_2^- y NO_3^- en la fracción soluble del suelo. Alrededor del 0.2% de todo el nitrógeno está en las rocas sedimentarias (Burns & Hardy, 1975, Tamm, 1991). Casi todo el nitrógeno de la litosfera se encuentra en forma de N_2 en las rocas ígneas, pero no está accesible para los seres vivos. Estas rocas acumulan el 97.8% del nitrógeno total, superando en 50 veces al que hay en la atmósfera (Burns & Hardy, 1975, Tamm, 1991). En la Tab. 3 (pág. 9) se encuentran algunas cantidades estimadas de los depósitos de nitrógeno.

Tab. 3. Cantidades estimadas del nitrógeno de algunos depósitos del sistema suelo-plantas ($Tg \cdot 10^3$).

Depósito	Forma química	Cantidad ($Tg \cdot 10^3$)	Referencia
atmósfera	dinitrógeno	3900000	Tamm, 1991
	óxido de dinitrógeno	1.4	Burns & Hardy, 1975
	monóxido de nitrógeno	0.002	Burns & Hardy, 1975
	dióxido de nitrógeno	0.004	Burns & Hardy, 1975
	amoníaco	0.027	Burns & Hardy, 1975
	ion amonio	0.004	Burns & Hardy, 1975
	ion nitrato/nitrito	0.0002	Burns & Hardy, 1975
vegetación	nitrógeno orgánico	14	Tamm, 1991
suelo	nitrógeno orgánico	305	Tamm, 1991
arcilla	ion amonio	20	Smil, 1985
materia soluble del suelo	ion amonio	1	Burns & Hardy, 1975
	ion nitrito		
	ion nitrato		
combustibles fósiles y rocas sedimentarias	hidrocarburos, nitratos	400000	Tamm, 1991
carbón	hidrocarburos sólidos	120	Tamm, 1991
rocas ígneas	dinitrógeno	190000000	Tamm, 1991

Entradas y salidas

Los flujos de nitrógeno del sistema suelo-plantas se dan principalmente con la atmósfera a través de ciertos agentes intermediarios. Así, el nitrógeno atmosférico entra por las plantas, los microorganismos diazotróficos, el agua y el viento y la actividad antrópica. Por otro lado, el nitrógeno del sistema suelo-plantas sale a la atmósfera mediante procesos bióticos (amonificación, nitrificación y desnitrificación), abióticos (agua, viento y volcanes) y antrópicos. Además, el nitrógeno circula entre los depósitos de las plantas y del suelo y sale de este último para entrar en el de los sedimentos. En la Tab. 4 (pág. 10) se encuentran algunas cantidades estimadas de los flujos anuales de nitrógeno de los diferentes depósitos.

Tab. 4. Cantidades estimadas de nitrógeno en algunos flujos del sistema suelo-plantas ($Tg \cdot 10^3$).

Fuente	Agente	Depósito	Forma química	Cantidad anual ($Tg \cdot 10^3$)	Referencia
suelo	plantas	vegetación	ion nitrato	1.4	Paul & Clark, 1989
atmósfera	diazotróficos libres	suelo	dinitrógeno	0.05	Paul & Clark, 1989
atmósfera	diazotróficos simbióticos	vegetación	dinitrógeno	0.14	Smil, 1985 Tamm, 1991
		leguminosas	dinitrógeno	0.04	Vitousek <i>et al.</i> , 1997
vegetación	plantas	suelo	nitrógeno orgánico	1.5	Smil, 1985
atmósfera	descomponedores	suelo	monóxido de nitrógeno dióxido de nitrógeno óxido de dinitrógeno ácido nítrico ácido nítrico amoníaco	0.025	Paul & Clark, 1989
vegetación	descomponedores	suelo	ion amonio	3.5	Paul & Clark, 1989
suelo	desnitrificantes	atmósfera	dinitrógeno óxido de dinitrógeno monóxido de nitrógeno	0.10-0.16	Smil, 1985 Tamm, 1991
atmósfera	agua	suelo	amoníaco/ion amonio	0.038-0.085	Smil, 1985
atmósfera	viento	suelo	amoníaco/ion amonio	0.072-0.151	Smil, 1985
atmósfera	agua	suelo	ion nitrato, ion nitrito ion amonio	0.2	Burns & Hardy, 1975
atmósfera	agua	suelo	óxidos de nitrógeno	0.025-0.070	Smil, 1985
atmósfera	viento	suelo	óxidos de nitrógeno	0.018-0.046	Smil, 1985
suelo	viento	atmósfera	amoníaco	0.113-0.244	Smil, 1985
suelo	agua (erosión)	océano	nitrógeno orgánico e inorgánico	0.025	Paul & Clark, 1989
suelo	agua (lixiviación)	océano	nitrógeno orgánico e inorgánico	0.093	Paul & Clark, 1989
rocas ígneas	viento	atmósfera	dinitrógeno	0.005	Burns & Hardy, 1975
combustibles fósiles	hombre	atmósfera	óxidos de nitrógeno	0.066	Smil, 1985
fuentes fijas	hombre	atmósfera	óxidos de nitrógeno	0.040	Smil, 1985
carbón	hombre	atmósfera	óxidos de nitrógeno	0.023	Smil, 1985
			amoníaco	0.0055-0.0139	Smil, 1985
petróleo	hombre	atmósfera	óxidos de nitrógeno	0.0115	Smil, 1985
petróleo (refinado)	hombre	atmósfera	óxidos de nitrógeno	0.0006	Smil, 1985
gas natural	hombre	atmósfera	óxidos de nitrógeno	0.0045	Smil, 1985
fuentes móviles	hombre	atmósfera	óxidos de nitrógeno	0.026	Smil, 1985
automóviles	hombre	atmósfera	óxidos de nitrógeno	0.020	Smil, 1985
aviones	hombre	atmósfera	óxidos de nitrógeno	0.005-0.006	Smil, 1985
maquinaria agrícola	hombre	atmósfera	óxidos de nitrógeno	0.0010-0.0015	Smil, 1985
ácido nítrico	hombre	atmósfera	óxidos de nitrógeno	0.00003	Smil, 1985
residuos sólidos	hombre	atmósfera	óxidos de nitrógeno	0.0001	Smil, 1985
vegetación (quema)	hombre	atmósfera	óxidos de nitrógeno	0.01	Smil, 1985
leña y paja	hombre	atmósfera	óxidos de nitrógeno	0.006	Smil, 1985
bosques	hombre	atmósfera	óxidos de nitrógeno	0.0015	Smil, 1985
bosques	meteoros	atmósfera	óxidos de nitrógeno	0.002	Smil, 1985
producción de dinitrógeno	hombre	suelo	nitrógeno inorgánico	0.04-0.08	Smil, 1985 Tamm, 1991 Vitousek <i>et al.</i> , 1997
residuos orgánicos	animales domésticos	suelo	nitrógeno orgánico	0.075	Smil, 1985
abonos	animales domésticos	suelo	nitrógeno orgánico	0.030	Smil, 1985
residuos orgánicos	hombre	suelo	nitrógeno orgánico	0.025	Smil, 1985

Plantas

Las plantas absorben nitrógeno inorgánico del suelo en forma de NH_4^+ y NO_3^- , pero asimilan mejor el NH_4^+ porque se incorpora directamente a los compuestos orgánicos de sus células sin gasto de energía de la fotosíntesis para reducirlo (Grant & Long, 1989). Sin embargo, la carga positiva del catión NH_4^+ facilita su adsorción a la superficie de los coloides

del suelo reduciendo su movimiento en el agua y su absorción por las plantas, mientras que el anión NO_3^- se mueve con más facilidad con el agua del suelo hacia las raíces de las plantas. Así, en suelos donde ocurre una nitrificación rápida del NH_4^+ , el NO_3^- se convierte en la verdadera fuente iónica para las plantas (Paul & Clark, 1989). En la Tab. 4 (pág. 10) se encuentra la cantidad anual estimada de NO_3^- absorbida por las raíces de las plantas.

También toman nitrógeno atmosférico a través de las superficies foliares en forma de NO , NO_2 , N_2O , HNO_2 y HNO_3 (Paul & Clark, 1989), NH_3 (Newbould, 1981, Paul & Clark, 1989, Koopmans et al., 1997) y NO_3^- (Sprent, 1979). En ambientes con cargas altas de nitrógeno atmosférico, árboles como *Fagus sylvatica*, *Pinus sylvestris* y *Picea abies*, captan iones disueltos (NH_4^+ y NO_3^-) y gases (NH_3 y NO_2) por las partes aéreas (Schneider et al., 1996). La absorción de $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$, NO_2 , ácido nítrico y sulfato amónico se puede realizar por deposición seca o húmeda, a través de las superficies celulares, sobre todo de las hojas (Tamm, 1991). Además, emiten a la atmósfera NH_3 a través de las hojas (Newbould, 1981) y de los tejidos senescentes (Tamm, 1991).

Las plantas almacenan nitrógeno principalmente en forma de NO_3^- , aminoácidos y proteínas. La arginina domina el depósito de aminoácidos, tiene la relación C/N más baja y se convierte en un compuesto de reserva efectivo en ambientes con limitaciones de nitrógeno (Nordin & Näsholm, 1997). Muchos árboles y arbustos esclerófilos acumulan prolina en las hojas en la época de más sequía para estimular la fotosíntesis, afectada por el déficit hídrico y correlacionada positivamente con el nivel de nitrógeno en las hojas (Lansac et al., 1994).

Parte del nitrógeno tisular pasa al suelo por la hojarasca y los exudados radicales. La entrada anual de nitrógeno en el suelo desde los restos vegetales es aproximadamente el 11% del contenido en la vegetación mundial (Tab. 4, pág. 10).

Organismos diazotróficos

La fijación biológica del N_2 atmosférico, realizada exclusivamente por microorganismos procarióticos que poseen el complejo enzimático nitrogenasa, consiste en reducir el N_2 hasta NH_3 , en ausencia de O_2 , para producir proteínas (Burns & Hardy, 1975, Sprent, 1979). Durante el proceso escapan a la atmósfera trazas de N_2O y NO (Vermoesen et al., 1996).

Los organismos diazotróficos terrestres fijan una cantidad anual importante de nitrógeno atmosférico, ya sea libres o asociados a las plantas (Tab. 4, pág. 10), que supone el 5-10% del nitrógeno anual reciclado entre la vegetación y el suelo (Musacchio et al., 1996). La fijación biológica de nitrógeno es, cuantitativamente, el proceso más importante de todos los implicados en el aporte de nitrógeno al suelo y suministra cada año 140 millones de toneladas, mientras que los fertilizantes nitrogenados, solo 80 (Vitousek et al., 1997). Asimismo, adquiere cada día mayor interés, habida cuenta la crisis actual del petróleo, fuente de energía y materia prima para la producción de amoníaco, sin olvidar las implicaciones ambientales que se derivan del uso intensivo de los fertilizantes nitrogenados. Por otra parte, el crecimiento de la población humana determina mayor necesidad de alimentos y las costumbres alimentarias

exigen proporciones más altas de proteínas en la dieta (Azcón-G. de Aguilar et al., 1988).

Los microorganismos fijadores de nitrógeno se suelen dividir en 2 grupos: libres y simbióticos (Tab. 5, pág. 12). Los libres tienen niveles muy bajos de fijación, mientras que los simbióticos alcanzan cantidades notables (Bermúdez de Castro, 1981).

Entre las plantas noduladas por microorganismos fijadores de N₂, se encuentran multitud de leguminosas, asociadas con rizobios, y no leguminosas con *Frankia*; leguminosas arbóreas como *Acacia* y *Lupinus*; arbustivas como *Cytisus*, *Adenocarpus* y *Genista* y herbáceas como *Trifolium*, *Phaseolus* y *Pisum*, y no leguminosas como *Alnus*, *Casuarina*, *Elaeagnus*, *Myrica* y *Coriaria* (Sprent, 1979, Rodríguez Barrueco et al., 1985, Rodríguez Barrueco, 1988, Paul & Clark, 1989). Además de la nodulación radical citada anteriormente, algunas leguminosas como *Sesbania rostrata* y *Aeschynomene afraspera* tienen nódulos en los tallos (Dommergues et al., 1985). Otras plantas, como las cicadáceas o *Gunnera*, también desarrollan nódulos radicales en simbiosis con cianobacterias (Sprent, 1979).

Algunos fijadores de N₂ se asocian con la superficie radical o foliar de ciertas plantas sin formar nódulos. Existen evidencias de actividad fijadora de nitrógeno en las rizosferas de muchas plantas como caña de azúcar, arroz, trigo, maíz y remolacha forrajera (Burns & Hardy, 1975). Así, *Azospirillum lipoferum* y *A. braziliense* se encuentran en el maíz y en hierbas tropicales como *Digitaria decumbens*; *Beijerinckia indica*, en la caña de azúcar; *Azotobacter*

Tab. 5. Algunos microorganismos fijadores de nitrógeno. Datos tomados de Burns & Hardy (1975), Sprent (1979), Rodríguez Barrueco et al. (1985), Grant & Long (1989), Paul & Clark (1989), Bermúdez de Castro et al. (1990), F.A.O. (1995) y Lucas (1998).

Libres			
Aerobios	Microaerófilos	Anaerobios facultativos	Anaerobios
<i>Azotobacter</i> <i>Beijerinckia</i> <i>Azomonas</i> <i>Azotococcus</i> <i>Derxia</i> <i>Thiobacillus</i>	<i>Corynebacterium</i> <i>Mycobacterium</i> <i>Azospirillum</i> <i>Rhizobium</i>	<i>Klebsiella</i> <i>Bacillus</i> <i>Citrobacter</i> <i>Erwinia</i> <i>Enterobacter</i> <i>Pseudomonas</i>	<i>Clostridium</i> <i>Desulfovibrio</i> <i>Desulfotomaculum</i>
Metanotróficos <i>Methilococcus</i> <i>Methilobacterium</i> <i>Methylomonas</i> <i>Methylosinus</i>	Cianobacterias <i>Plectonema</i> <i>Trichodesmium</i> <i>Gleotrichia</i> <i>Oscillatoria</i> <i>Gleotheca</i>		Bacterias fototróficas <i>Chromatium</i> <i>Chlorobium</i> <i>Thiocapsa</i> <i>Rhodospirillum</i>
Cianobacterias heterocísticas <i>Anabaena</i> <i>Nostoc</i> <i>Aulosira</i> <i>Scytonema</i> <i>Calothrix</i> <i>Stigonema</i> <i>Chlorogoea</i>			
Simbióticos			
Nódulos	Rizosfera	Filosfera	Otros
<i>Rhizobium</i> , <i>Bradyrhizobium</i> , <i>Azorhizobium</i> , <i>Sinorhizobium</i> , <i>Mesorhizobium</i> (Leguminosas) <i>Frankia</i> (Actinorrizas) <i>Anabaena</i> , <i>Nostoc</i> (Cicadáceas) <i>Nostoc</i> (<i>Gunnera</i>)	<i>Bacillus</i> , <i>Enterobacter</i> , <i>Klebsiella</i> (Cereales) <i>Beijerinckia indica</i> (Caña de azúcar) <i>Azospirillum</i> (Gramíneas) <i>Azotobacter paspali</i> (Gramínea: <i>Paspalum notatum</i>)	<i>Beijerinckia</i> , <i>Azotobacter</i> , <i>Klebsiella</i> (Gramíneas)	<i>Nostoc</i> , <i>Stigonema</i> , <i>Calothrix</i> (Líquenes) <i>Halosiphon</i> (Musgos) <i>Nostoc</i> (Hepáticas) <i>Anabaena azollae</i> (Helecho: <i>Azolla</i>)

paspali en la hierba forrajera *Paspalum notatum*, y *Bacillus* o *Enterobacter* en cereales (Grant & Long, 1989). Igualmente, *Bacillus*, *Micrococcus* y *Enterobacter* aparecen en la rizosfera de plantas noduladas como *Alnus* (Gutiérrez Mañero et al., 1996, Mateus, 1997). Con respecto a la asociación filosférica, estirpes de *Klebsiella*, *Azotobacter* y *Beijerinckia* suelen encontrarse en las hojas de algunas herbáceas (Paul & Clark, 1989).

Las cianobacterias también forman otras simbiosis distintas a las nodulares: invaden cavidades en los frondes del helecho *Azolla*, desarrollan líquenes y se asocian a hepáticas y musgos (Rodríguez Barrueco et al., 1985, Bermúdez de Castro et al., 1990a).

Como en esta tesis se analiza la interacción de varias leguminosas arbustivas con el suelo, vamos a estudiar brevemente estas plantas.

La familia *Leguminosae* o *Fabaceae* pertenece al phylum *Rosales* y está formada por las subfamilias *Mimosoideae*, *Caesalpinoideae* y *Papilionoideae* (Bryan et al., 1996). Las *Mimosoideae* son árboles y arbustos y raramente plantas herbáceas que crecen sobre todo en regiones tropicales; destacan géneros como *Inga*, *Albizia*, *Acacia*, *Mimosa*, y *Leucaena*. Las *Caesalpinoideae* son árboles y arbustos generalmente de regiones cálidas; algunos géneros son *Cercis*, *Cassia*, *Ceratonia*, *Caesalpinia* y *Tamarindus*. Las *Papilionoideae* son principalmente plantas herbáceas y raramente árboles y arbustos que se distribuyen por todo el mundo; hay géneros interesantes como *Sofora*, *Lupinus*, *Ulex*, *Spartium*, *Medicago*, *Trifolium*, *Vicia*, *Pisum*, *Phaseolus*, *Lens* y *Glycine* (Allen & Allen, 1981) y los arbustos *Cytisus*, *Genista* y *Adenocarpus* estudiados en esta tesis.

La importancia de las leguminosas radica en su capacidad para fijar nitrógeno. Aunque aparecen nódulos fijadores en las raíces del 97% de las *Papilionoideae*, 90% de las *Mimosoideae* y 23% de las *Caesalpinoideae* (Allen & Allen, 1981), existen leguminosas como *Adenantharra pavonina*, *Dipterix panamensis*, *Ceratonia siliqua*, *Cercidium microphilum* y *Cercis siliquastrum* que fijan nitrógeno sin estar noduladas, lo que sugiere un paso previo en la evolución hacia la capacidad de formar nódulos (Bryan et al., 1996).

Los endofitos nodulares de las leguminosas son bacterias de la familia *Rhizobiaceae* Conn 1938 (Skerman et al., 1980). Los rizobios son quimioheterótrofos, aeróbicos, Gram-negativos, de forma bacilar, muy parecidos a las *Pseudomonas* aeróbicas, que se desplazan por un flagelo de inserción polar o subpolar, o por 2 a 6 flagelos peritricos (Stanier et al., 1988). Viven en el suelo creciendo saprofíticamente con nitrógeno combinado (Burns & Hardy, 1975, Sprent, 1979) y se distribuyen irregularmente, apareciendo en las superficies de raíces, en el suelo rizosférico y no rizosférico, en nódulos y otros materiales orgánicos. La aparición de rizobios en suelos donde nunca ha existido su leguminosa huésped, según Parker et al. (1977), se debe al transporte por medio del viento, agua, animales e insectos y por el hombre. Los rizobios se establecen y colonizan la rizosfera de las plantas mediante un proceso dinámico influido por factores bióticos y abióticos. La diversidad y número de los rizobios depende mucho de la composición y concentración de los nutrientes exudados por las raíces de las plantas. Penetran en las raíces de las leguminosas y forman los nódulos, dentro de los cuales fijan nitrógeno. Un intercambio de señales entre la bacteria y la planta conduce a la formación

de la simbiosis (De Troch & Vanderleyden, 1996).

Aunque en la edición de 1984 del Bergey's Manual of Systematic Bacteriology (Krieg & Holt, 1984), solo se citan *Rhizobium* y *Bradyrhizobium* (Jordan, 1984), actualmente se consideran además *Azorhizobium*, *Sinorhizobium* y *Mesorhizobium*. Los géneros más claramente diferenciados son *Rhizobium* y *Bradyrhizobium* (Corzo et al., 1991). *Azorhizobium* coloniza los tallos y los demás, las raíces. *Rhizobium*, *Mesorhizobium* y *Bradyrhizobium* se diferencian por su velocidad de crecimiento. Así, en medios complejos a 30 °C, *Rhizobium* se divide cada 2-5 horas, mientras que *Bradyrhizobium* lo hace cada 12-24 horas (Dommergues, et al., 1985, Stanier et al., 1988). *Mesorhizobium* se reproduce en tiempos intermedios (Lindström et al., 1995). En las tablas 6 y 7 (pág. 14) aparecen clasificaciones más actuales de los rizobios.

Tab. 6. Clasificación de los rizobios. Datos tomados de F.A.O. (1995).

Endofito	Huésped
<i>Rhizobium meliloti</i>	<i>Medicago, Melilotus, Trigonella</i>
<i>Rhizobium leguminosarum</i>	
Biovar <i>trifolii</i>	<i>Trifolium</i>
Biovar <i>phaseoli</i>	<i>Phaseolus</i>
Biovar <i>viceae</i>	<i>Pisum, Vicia, Lens, Lathyrus</i>
<i>Rhizobium loti</i>	<i>Lupinus, Lotus, Anthyllis, Ornithopus</i>
<i>Rhizobium galegae</i>	<i>Galega</i>
<i>Rhizobium fredii</i>	<i>Glycine max</i>
<i>Bradyrhizobium japonicum</i>	<i>Glycine max</i>
<i>Azorhizobium caulinodans</i>	<i>Sesbania rostrata</i>

Tab. 7. Clasificación actualizada de los rizobios. Datos modificados de Lucas (1998).

Rizobio	Referencia
<i>Rhizobium</i>	Frank (1889)
<i>Rhizobium leguminosarum</i>	
<i>Rhizobium tropici</i>	Martínez-Romero et al. (1991)
<i>Rhizobium etli</i>	Segovia et al. (1993)
<i>Sinorhizobium</i>	De Lajudie et al. (1994)
<i>Sinorhizobium meliloti</i>	
<i>Sinorhizobium fredii</i>	
<i>Sinorhizobium saheli</i>	
<i>Sinorhizobium teranga</i>	
<i>Azorhizobium</i>	Dreyfus et al. (1988)
<i>Azorhizobium caulinodans</i>	
<i>Mesorhizobium</i>	Lindström et al. (1995)
<i>Mesorhizobium loti</i>	
<i>Mesorhizobium huakuii</i>	
<i>Mesorhizobium ciceri</i>	
<i>Mesorhizobium tianshanense</i>	
<i>Mesorhizobium mediterraneum</i>	
<i>Bradyrhizobium</i>	Jordan (1982)
<i>Bradyrhizobium japonicum</i>	
<i>Bradyrhizobium elkani</i>	Kuykendal et al. (1992)
<i>Bradyrhizobium liaoningense</i>	Xu et al. (1995)

El crecimiento de los rizobios está limitado cuando escasean los nutrientes del suelo, permaneciendo en estado latente con la capacidad respiratoria muy disminuida. Los niveles bajos de humedad edáfica, frecuentemente asociados con el exceso de salinidad, también determinan la distribución de los rizobios en el suelo. Asimismo, el pH y el contenido de materia orgánica influyen en la capacidad de supervivencia. Aunque el pH óptimo es de 6-7 para crecer en medio de cultivo, algunas estirpes no sobreviven a pH 5, otras toleran pH 4.5, e incluso algunas de crecimiento lento sobreviven a pH inferior a 4 (Hervas & Luch, 1991). La temperatura del suelo condiciona grandemente la capacidad de *Rhizobium* para persistir y competir, existiendo, entre distintas estirpes, notables diferencias de crecimiento, supervivencia y nodulación, según el intervalo de temperaturas (Parker et al., 1977, Hervas & Luch, 1991).

Las leguminosas, por su capacidad fijadora de nitrógeno, se emplean en agricultura, silvicultura y recuperación de suelos degradados. Se cultivan, fundamentalmente, para producir grano y forraje destinados a la alimentación humana y animal, como abonado en verde y como plantas nodriza para mejorar otros cultivos y suelos empobrecidos (Bermúdez de Castro, 1981, Rodríguez Barrueco et al., 1985).

Cultivadas como abono verde o seco incrementan la materia orgánica y la fertilidad del suelo (Valdrighi et al., 1996), protegen el suelo contra la erosión, reducen el crecimiento de malas hierbas y moderan la pérdida de humedad y las fluctuaciones de temperatura edáfica (Byard et al., 1996). En países templados se usan leguminosas como *Vicia* y *Lupinus* para mejorar la fertilidad de suelos arenosos pobres recién recuperados y *Trifolium subterraneum* para enriquecer las condiciones físicas del suelo y del cultivo siguiente (Mulder et al., 1977, Rodríguez Barrueco et al., 1985). Los países tropicales, debido a la ausencia o al coste elevado de los fertilizantes químicos, dependen mucho del uso de residuos vegetales para mantener la fertilidad del suelo (Vanlauwe et al., 1997), por lo que el abono verde de leguminosas tiene una contribución muy importante al desarrollo de sistemas agrícolas sostenibles en estos países (Döbereiner & Campelo, 1977, Dommergues et al., 1985, Boddey et al., 1997, Kass et al., 1997). Así, en América, cultivos de café, té, cacao, vainilla, especias, tabaco o maíz, crecen frecuentemente con leguminosas arbóreas como *Inga*, *Gliricidia*, *Erytrina*, *Mimosa* o *Phaseolus* (Döbereiner & Campelo, 1977, Kass et al., 1997); en Brasil, *Crotalaria*, *Canavalia* y *Stizolobium* se usan en los cultivos de maíz (Döbereiner & Campelo, 1977); en Costa Rica, el abono seco del vainillo (*Stryphnodendron microstachyum*) da excelentes resultados en el cultivo de maíz (Byard et al., 1996). En India y Extremo Oriente, *Sesbania* se cultiva en las plantaciones de arroz (Dommergues et al., 1985). En África, leguminosas arbóreas como *Acacia*, *Sesbania*, *Aeschynomene*, *Albizia*, *Prosopis*, *Glyricidia* y *Leucaena*, a través de la poda de las hojas, son una fuente vital de nitrógeno para los cultivos cerealistas, como forraje rico en proteínas para el ganado o para restaurar la fertilidad de suelos degradados (Dommergues et al., 1985, Vanlauwe et al., 1996 y 1997, Dakora & Keya, 1997, Heineman et al., 1997, Kass et al., 1997).

La introducción de leguminosas forrajeras como *Mimosa*, *Bauhinia*, *Piptadenia*, *Caesalpinia*, *Prosopis*, *Stylosanthes*, *Desmodium* y *Pueraria* en los pastizales de Brasil,

Colombia y Venezuela, incrementa el suministro de nitrógeno a las hierbas asociadas y mejora la calidad de la dieta animal (Döbereiner & Campelo, 1977, Viera-Vargas et al., 1995). En regiones mediterráneas o semi-áridas, leguminosas como *Acacia* son importantes por su producción de madera y forraje (Dommergues et al., 1985). En los trópicos y subtrópicos, las especies arbóreas preferidas, por su rápido crecimiento, para obtener madera, pulpa y combustible son los eucaliptos y las acacias. Como los monocultivos repetidos de eucaliptos afectan negativamente a la fertilidad del suelo, en Australia, *Acacia* y *Albizia* se mezclan con *Eucalyptus* para mejorar su crecimiento y evitar el efecto negativo del monocultivo (Louzada et al., 1997, Khanna, 1997). Las plantaciones de caucho (*Hevea brasiliensis*), importantes en Asia, África y Hispanoamérica, se acompañan comúnmente de la leguminosa arbórea *Pueraria phaseoloides* con objeto de reducir la erosión, mejorar la fertilidad del suelo e incrementar el crecimiento y producción del caucho (Vesterager et al, 1995).

La restauración del suelo con plantas fijadoras de nitrógeno reduce el tiempo en el que un hábitat permanece degradado, después de convertir bosques en tierras agrícolas y posteriormente abandonarlas o por prácticas mineras (Dobson et al., 1997). Las leguminosas contribuyen considerablemente a la fertilidad de suelos no cultivados, ya que dominan en las primeras etapas de algunas sucesiones primarias y secundarias y, en tiempos relativamente cortos, consiguen crear las condiciones edáficas y mesoclimáticas necesarias para que se instalen plantas más exigentes (Bermúdez de Castro et al., 1988a). Así, *Acacia* se ha utilizado como paso previo a la repoblación forestal en sitios pobres y secos de África, para fijar dunas móviles y recuperar suelos erosionados (Dommergues et al., 1985). En zonas de clima semiárido, *Medicago* tiene gran importancia para la regeneración de suelos degradados (González Andrés et al., 1999, Rovira & Vallejo, 2000). Igualmente, *Robinia pseudoacacia* se utiliza en las primeras etapas de recuperación del terreno con efectos beneficiosos sobre el crecimiento de catalpas, fresnos y quercíneas (Bermúdez de Castro et al., 1988a) y ha dado buenos resultados en la restauración de bosques de áreas suburbanas degradadas en Polonia (Dzwonko & Loster, 1997). En Brasil, *Piptadenia*, *Mimosa*, *Prosopis*, *Leucaena* y *Cassia*, se emplean con éxito en reforestación (Döbereiner & Campelo, 1977). En Costa Rica, el vainillo, solo o mezclado con otros árboles, funciona bien en la restauración de suelos, debido a la descomposición rápida y a los niveles de nutrientes altos de su hojarasca (Byard et al., 1996). Algunas leguminosas empleadas en la restauración de zonas degradadas por las prácticas mineras son *Medicago sativa*, *Coronilla varia* y sobre todo *Robinia pseudoacacia*, la cual incrementa el nitrógeno, calcio, magnesio y potasio del suelo y crece sobre suelos ácidos (Bermúdez de Castro et al., 1988a). Otras, como *Acacia*, se han utilizado como parte integral de las etapas finales en la restauración de bosques sobre minas abandonadas de carbón y metales en la India (Dobson et al., 1997). Igualmente, *Sesbania rostrata*, se ha empleado con éxito como especie pionera en la revegetación de zonas degradadas por minas de Pb/Zn en China (Yang et al., 1997).

Leguminosas arbustivas como *Cytisus*, *Adenocarpus* y *Genista* son útiles en la recuperación de suelos degradados y en el establecimiento de plantas en ambientes marginales o muy alterados, ya que además de ser fijadoras de nitrógeno, son susceptibles de micorrizar,

características que contribuyen a la mejora o reestablecimiento de la fertilidad del suelo, incrementando la actividad de los microorganismos y los contenidos de materia orgánica, fósforo y nitrógeno (Bonilla, 1990, Vilariño, 1990, Wilson, 1994, Fernández Bayón, 1995, González Andrés & Ortiz, 1997 y 1999, Molinillo et al., 1997, Peterson & Prasad, 1998, Diquelou & Roze, 1999, Fogarty & Facelli, 1999). Estas leguminosas también poseen un gran potencial como forraje para cabras y ovejas, dado que producen una cantidad elevada de biomasa nutritiva (González Andrés, 1995, González Andrés & Ortiz, 1995, 1996a y 1996b, Rodríguez Ventura, 1997, Bartolomé & Plaixats, 1998, González Andrés & Ceresuela, 1998, Rodríguez Merino et al., 1998).

Las leguminosas también tienen un uso ornamental. Así, *Robinia pseudoacacia* y *Gleditsia triacanthos* aparecen en las calles y paseos, *Spartium junceum* en los márgenes de carreteras y en jardines y *Cytisus multiflorus*, *Acacia farnesiana*, *Cercis siliquastrum*, *Laburnum anagyroides* y *Medicago arborea* en jardines (López González, 1991).

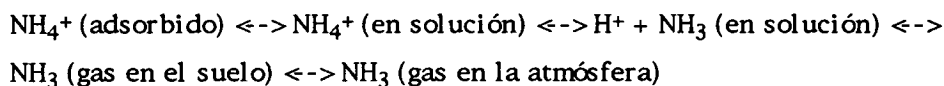
Microorganismos descomponedores

La microflora edáfica descomponedora, principal consumidor del nitrógeno activo del suelo y fuente potencial de nitrógeno lábil, es un agente de intercambio, descomposición y liberación del nitrógeno de los residuos orgánicos frescos y de la materia orgánica nativa del suelo (Jarvis, 1996). Además, también absorbe nitrógeno atmosférico en forma de NO, NO₂, N₂O, HNO₂, HNO₃ y NH₃ (Tab. 4, pág. 10).

El nitrógeno orgánico de los residuos se libera tras un proceso de descomposición microbiana en el que las proteínas se transforman en aminoácidos (proteolisis) y éstos en NH₄⁺ (amonificación), primera forma mineral del nitrógeno (Tamm, 1991). Los microorganismos proteolíticos y amonificantes son hongos y bacterias aerobias, anaerobias y facultativas con actividades enzimáticas diversas y específicas para cada tipo de sustrato (Alexander, 1980, Ladd & Jackson, 1982). Extraen el nitrógeno de proteínas y ácidos nucleicos por hidrólisis, con liberación de aminoácidos y bases nitrogenadas, respectivamente, que luego son atacados por respiración o fermentación, eliminando NH₄⁺. En la descomposición de proteínas en condiciones anóxicas (putrefacción), algunos aminoácidos se convierten en aminas que, posteriormente, son asimiladas por otras bacterias aeróbicas, liberando asimismo NH₄⁺ (Stanier et al., 1988, Grant & Long, 1989). La mayor parte del NH₄⁺ producido por los microorganismos descomponedores se integra en su biomasa y el resto lo excretan como desecho. Cuando estos mueren, el nitrógeno vuelve al suelo como nitrógeno orgánico o inorgánico (Tamm, 1991). El nitrógeno mineralizado en el suelo en forma de NH₄⁺ supone una cantidad importante (Tab. 4, pág. 10).

El ion NH₄⁺ desaparece rápidamente de la solución del suelo absorbido por raíces y microorganismos, adsorbido en la superficie de coloides, inmovilizado químicamente por sustancias orgánicas, percolado con el agua edáfica o volatilizado a la atmósfera en forma de amoníaco (Tamm, 1991). La transformación del ion amonio a amoníaco está representado en el

equilibrio siguiente:



Microorganismos nitrificantes y desnitrificantes

La nitrificación consiste en la oxidación del NH_4^+ a NO_3^- realizada, fundamentalmente, por dos grupos de microorganismos quimiolitotrofos aerobios, uno, los nitrificantes nitrosos (*Nitrosomonas*, *Nitrosospira*, *Nitrosococcus*, *Nitrosolobus*, *Nitrosovibrio*) que oxidan NH_4^+ a NO_2^- y, otro, el de nitrificantes nítricos (*Nitrobacter*, *Nitrospira*, *Nitrococcus*) que oxidan el NO_2^- a NO_3^- (Grant & Long, 1989).

Los factores del suelo que afectan a la nitrificación son la acidez, aireación, humedad, temperatura y materia orgánica. Así, el pH óptimo oscila entre 6.6 y 8.0, por debajo de 4.5 se hace insignificante y a pH altos se produce un exceso de NH_4^+ que bloquea el paso de nitrito a nitrato (Paul & Clark, 1989). En este sentido, Alexander (1961) concluye que las tasas de nitrificación máximas para *Nitrobacter* se dan a un pH de 6.2-7.0, mientras que para *Nitrosomonas* ocurren a pH por encima de 7.6. La humedad edáfica elevada limita la difusión de O_2 , mientras que si es insuficiente retarda la proliferación bacteriana. La nitrificación se hace lenta por debajo de 5 °C y por encima de 40 °C, siendo el intervalo óptimo de temperatura de 30 a 35 °C. La materia orgánica por sí misma no inhibe el proceso, pero su descomposición requiere amonio y oxígeno, lo que disminuirá el suministro para los nitrificantes, y produce CO_2 que reduce los niveles de O_2 incrementando la demanda de NO_3^- como aceptor de electrones durante el crecimiento microbiano (Paul & Clark, 1989).

Otros microorganismos heterótrofos, como *Azotobacter*, *Pseudomonas*, *Enterobacter*, *Arthobacter*, *Bacillus*, *Streptomyces*, *Nocardia*, *Aspergillus* y *Penicillium*, también son capaces de producir nitritos y nitratos a partir de amonio y de compuestos orgánicos nitrogenados (nitrificación heterótrofa), sobre todo en suelos encharcados y muy ácidos (Focht & Verstraete, 1977, Tate, 1985), aunque la cantidad de productos oxidados y la velocidad de aparición de los mismos son mucho menores que en la nitrificación típica (Focht & Verstraete, 1977).

El NO_3^- del suelo puede desaparecer mediante procesos bióticos y abióticos. Así, plantas y microorganismos lo absorben y reducen hasta NH_4^+ para sintetizar aminoácidos (reducción asimilativa), algunos microorganismos lo utilizan como aceptor de electrones, en ausencia de O_2 , convirtiéndolo en NH_4^+ (reducción desasimilativa), y otros lo reducen hasta formas gaseosas que escapan a la atmósfera (desnitrificación). Asimismo, puede ser lavado de los horizontes superficiales a los profundos o a las aguas subterráneas (Paul & Clark, 1989).

Muchos microorganismos tienen la capacidad de reducir las formas oxidadas de nitrógeno en condiciones anóxicas. Si esta reducción continúa hasta generar los gases NO, N_2O y N_2 , que van a la atmósfera, el proceso se denomina desnitrificación (Grant & Long, 1989). En la Tab. 4 (pág. 10) se encuentra la salida anual estimada de nitrógeno a la atmósfera por este

proceso. También ocurre la desnitrificación química cuando el NO_2^- , mucho más reactivo que el NO_3^- , reacciona con grupos amonio o amida para formar N_2 (Tamm, 1991). La reducción desasimilativa de nitratos y la quimiodesnitrificación producen también algunas trazas de N_2O y NO (Vermoesen *et al.*, 1996). Asimismo, en la reducción desasimilativa de los nitratos puede haber pérdidas de nitrógeno a la atmósfera a través del NO_2^- si éste no se reduce hasta NH_4^+ (Paul & Clark, 1989).

Los factores del suelo que afectan a la desnitrificación son el pH, aireación, humedad, temperatura y disponibilidad de carbono y nitrato. Los desnitrificantes son activos entre pH 5 a 9 en la mayoría de los sistemas y crecen mejor cerca de la neutralidad (pH 6-8). La tasa de desnitrificación es muy lenta por debajo de pH 5 e insignificante a pH <4 y muy rápida en suelos alcalinos, y aumenta cuando disminuye la difusión de O_2 , que a su vez, se reduce con el incremento de la humedad. El intervalo de temperaturas oscila entre 5 y 65 °C (Nommik, 1956, Bremner & Shaw, 1958, Paul & Clark, 1989). La desnitrificación depende mucho, además, de la disponibilidad de carbono y NO_3^- (Musacchio *et al.*, 1996). Así, el carbono disponible determina la desnitrificación, al estar realizada, fundamentalmente, por microorganismos heterotróficos, existiendo una correlación fuerte entre el contenido de materia orgánica y producción anaerobia de CO_2 y el potencial desnitrificador (Paul & Clark, 1989, Swerts *et al.*, 1996) y, por esto, muchos desnitrificantes dependen del suministro de carbono fotosintético exudado por las raíces a la rizosfera (Mengel, 1996, Smart *et al.* 1997). En general, concentraciones elevadas de nitrato inhiben las enzimas responsables de la desnitrificación, mientras que niveles insuficientes la retardan (Paul & Clark, 1989). Asimismo, la disponibilidad de carbono y NO_3^- en condiciones anaerobias, afectan a la relación de los gases producidos en la desnitrificación ($\text{N}_2\text{O}/\text{N}_2$), por lo que un incremento del NO_3^- favorece la producción de N_2O , mientras que un aumento del carbono disponible estimula la producción de N_2 (Swerts *et al.*, 1996).

Las pérdidas de nitrógeno del suelo en formas gaseosas como N_2 , N_2O y NO desde la nitrificación y desnitrificación están unidas a las tasas de mineralización del NH_4^+ y NO_3^- de la materia orgánica, tasas que aumentan con la temperatura y la humedad del suelo y se correlacionan fuertemente con la evapotranspiración (Schimel *et al.*, 1997). La nitrificación y desnitrificación son los principales procesos microbianos que producen N_2O y NO (Vermoesen *et al.*, 1996, Kester *et al.*, 1997) y ocurren al mismo tiempo en los agregados del suelo cuando hay micrositios aerobios y anaerobios (Stevens *et al.*, 1997). El escape de NO a la atmósfera está asociado con unas condiciones buenas para la nitrificación, siendo ésta la fuente principal de NO , sin embargo la desnitrificación también produce cantidades importantes de NO en suelos con retención de agua alta (Jarvis, 1996, Kester *et al.*, 1997).

La oxidación del NH_4^+ , relativamente inmóvil, a NO_3^- , muy móvil, origina escapes de NO_3^- , NO_2^- , NO , N_2O y N_2 (Jarvis, 1996). En condiciones aerobias y a un pH no mayor de 5, el NO_2^- reacciona en forma de HNO_2 con el NH_4^+ dando N_2 o se descompone espontáneamente produciendo NO (Paul & Clark, 1989). En ausencia de O_2 , ciertos nitrificantes nitrosos reducen el NO_2^- a N_2O , para minimizar la acumulación intracelular de cantidades tóxicas de

NO_2^- , mientras oxidan activamente NH_4^+ (Stevens *et al.*, 1997). En suelos fertilizados con NH_4^+ o urea, el flujo de N_2O asignable a la nitrificación es una parte significativa del flujo total de óxidos de nitrógeno (Paul & Clark, 1989); este N_2O , además de escapar a la atmósfera, también se disuelve en el agua del suelo (Newbould, 1981). En condiciones ácidas, nitrificantes heterótrofos, como ciertos hongos y las bacterias metanotróficas, producen NO (Tamm, 1991, Kester *et al.*, 1997). Algunos nitrificantes, como *Nitrobacter*, utilizan normalmente CO_2 como fuente de carbono en la oxidación de NO_2^- a NO_3^- , pero si hay limitación de NO_2^- o de O_2 , pueden utilizar carbono orgánico como fuente de carbono y realizar una respiración aeróbica o anaeróbica reduciendo el NO_3^- a compuestos nitrogenados gaseosos (Degrange *et al.*, 1997).

Agua y viento

El nitrógeno atmosférico entra en el suelo por deposición húmeda de $\text{NO}_3^-/\text{NO}_2^-$ y húmeda y seca de $\text{NH}_3/\text{NH}_4^+$ y óxidos de nitrógeno, en cantidades importantes (Tab. 4, pág. 10). Además, la disolución del NO_2 en el agua atmosférica da lugar a HNO_3 que entra por la lluvia en el suelo (Wark & Warner, 1990). También hay deposición de NO_3^- generado por fuegos y rayos (Tamm, 1991). La energía de los rayos hace que el N_2 se combine con el vapor de agua, dando nitrito amónico y NO , que entran en el suelo a través de la precipitación (Subba Rao, 1977).

Las salidas de nitrógeno se producen principalmente por volatilización de NH_3 , por lixiviado y por transporte fluvial de nitrógeno orgánico e inorgánico (Tab. 4, pág. 10). La volatilización del NH_3 del suelo, se ve favorecida cuando incrementa el pH, la temperatura, la capacidad de intercambio catiónico, la porosidad, la pérdida de agua por evaporación y la velocidad del viento (Freney *et al.*, 1981). En solución acuosa y con pH mayor de 7, el NH_4^+ se convierte en NH_3 que escapa a la atmósfera. Gran parte de este NH_3 volatilizado es reabsorbido por las hojas cuando la vegetación es densa (Tamm, 1991). Las pérdidas de nitrógeno del suelo, por lixiviado de NO_3^- y nitrógeno orgánico disuelto están controladas por el flujo de agua y la humedad del suelo y se correlacionan con la cantidad de agua disponible para el movimiento del nitrógeno bajo la zona radical. Por eso, los ecosistemas no perturbados tienen pérdidas de nitrógeno por lixiviado menores que los perturbados (Schimel *et al.*, 1997). El incremento del oxígeno del suelo, a través, por ejemplo, del drenaje, favorece el lixiviado de NO_3^- , no solo porque se reduce la desnitrificación, sino también porque se estimula la tasa neta de nitrificación (Jarvis, 1996). El NO_3^- del suelo se pierde, además, por transporte fluvial. Así, la concentración de NO_3^- en el suelo arrastrado por el agua puede ser cinco veces mayor que la del suelo restante (Subba Rao, 1977). Además, el NO_3^- , debido a su rápida solubilidad, entra más fácilmente en la escorrentía superficial que las partículas de suelo. También, la pérdida de NO_3^- por transporte eólico se relaciona con el régimen hídrico. Viene precedida por la sequía, durante la cual el movimiento capilar ascendente del agua enriquece la superficie del suelo con NO_3^- (Paul & Clark, 1989).

Volcanes

Por la actividad volcánica sale nitrógeno hacia la atmósfera, pero las rocas ígneas de la corteza terrestre, que contienen alrededor de 12.5 g de nitrógeno por m³ (Burns & Hardy, 1975), emiten a la atmósfera cantidades anuales de nitrógeno en forma de N₂ considerablemente mayores que los volcanes (Tab. 4, pág. 10). En las erupciones volcánicas también se reducen a amoníaco cantidades pequeñas de N₂ (Delwiche, 1976).

Actividad antrópica

Las contribuciones antrópicas de componentes nitrogenados al ciclo global del nitrógeno no se pueden obviar, ya que las entradas y salidas se incrementan cada año. El hombre ha alterado el ciclo global del nitrógeno por el empleo de combustibles fósiles, producción de fertilizantes nitrogenados, cultivo de leguminosas y otras acciones que han originado una disponibilidad incrementada de nitrógeno que, a su vez, aumenta la productividad y la acumulación de biomasa, reduce la diversidad biológica de los ecosistemas afectados, al desaparecer las plantas adaptadas a un uso eficiente del nitrógeno y los animales y microorganismos asociados a ellas, y cambia el proceso de reciclado y pérdida de nitrógeno (Vitousek *et al.*, 1997). Así, por ejemplo, el aumento imparable desde el año 1900 de las emisiones de óxidos de nitrógeno a la atmósfera ha provocado un incremento del efecto invernadero, de la lluvia ácida, del “smog” fotoquímico y del lixiviado de NO₃⁻, que acidifican suelos y aguas (Tamm, 1991, Vitousek *et al.*, 1997).

En la Tab. 4 (pág. 10) se halla la salida anual de nitrógeno a la atmósfera como consecuencia del consumo de combustibles fósiles. Este consumo genera más del 90% de todos los óxidos de nitrógeno emitidos a la atmósfera, principalmente en forma de NO₂ y NO, originados mayoritariamente en plantas termoeléctricas y automóviles, pero también por el uso doméstico e industrial (Wark & Warner, 1990). De la emisión total a la atmósfera de óxidos de nitrógeno generados en fuentes fijas, el 60% proviene del carbón, el 30% del petróleo y el 10% del gas natural. De los generados en fuentes móviles, el 77% proviene del transporte por carretera, el 21%, de aviones, y el 2%, de maquinaria agrícola (Smil, 1985). Otras emisiones son el N₂ disipado antes de la combustión del gas natural y durante la combustión del carbón y del petróleo y el NH₃ liberado en la combustión del carbón, lo que supone el 15-25% del nitrógeno total del carbón (Smil, 1985).

También son importantes las cantidades anuales de óxidos de nitrógeno emitidas por el refinado del petróleo, la producción de HNO₃, la incineración de residuos sólidos y la quema de biomasa que incluye la combustión de leña y restos de cultivos, la quema de bosques para prácticas agrícolas y los incendios espontáneos (Tab. 4, pág. 10).

La fijación industrial de N₂ por el método Haber-Bosch para fabricar fertilizantes nitrogenados, que representa un 60% de la fijación biológica de N₂ (Mengel, 1996), supone una entrada anual de nitrógeno inorgánico en el suelo importante (Tab. 4, pág. 10).

La fertilización agrícola incrementa la concentración de NH_3 volátil y las emisiones de gases nitrogenados de los suelos (Vitousek *et al.*, 1997). Así, los fertilizantes amoniacales producen volatilización de NH_3 y los nítricos, de NO , N_2O y N_2 (Smil, 1985).

La deforestación y las excretas de animales domésticos contribuyen considerablemente al NH_3 volatilizado a la atmósfera (Freney *et al.*, 1981), sobre todo en los sistemas de producción animal (Jarvis, 1996). Los animales excretan cantidades elevadas de residuos nitrogenados, como NH_3 , urea o ácido úrico. Un 40% de este nitrógeno se utiliza como abonos en la agricultura (Tab. 4, pág. 10).

Los residuos orgánicos de las excreciones humanas también representan una salida notable de nitrógeno. De esta cifra (Tab. 4, pág. 10), el 6% son heces y el 94% orina.

Hay que advertir que muchas de las estimaciones de los flujos del carbono y del nitrógeno que se indican en esta introducción, válidas para el tiempo en que fueron realizadas, presentan hoy día un desfase más o menos importante y que los efectos negativos sobre el suelo y la vegetación como consecuencia de la actividad antrópica, en muchos casos, han aumentado notablemente.

Bloqueos

Las plantas inmovilizan nitrógeno durante más o menos tiempo y en algunos casos, como en árboles muy longevos, la inmovilización llega hasta cientos de años (Paul & Clark, 1989).

En el suelo se acumula NO_3^- cuando la reducción de NO_3^- o la desnitrificación se retrasan con respecto a la nitrificación (Tamm, 1991). El NO_3^- del suelo que escapa a la reducción y al transporte puede acumularse masivamente en ciertos lugares como desiertos, playas y grandes cuevas. Así, el estiércol de las aves (guano) ha dado lugar a los depósitos de NaNO_3 en Chile y el lixiviado de NO_3^- de las rocas madre ha formado los depósitos de NO_3^- de ciertas playas del oeste de U.S.A. (Paul & Clark, 1989).

La adsorción de NH_4^+ en los coloides del suelo es una pérdida de nitrógeno del depósito de nutrientes disueltos y, aunque puede volver a la solución del suelo y ser absorbido por raíces y microorganismos, también puede quedar fijado con más fuerza en el complejo coloidal, lo que dificulta mucho su vuelta a la solución del suelo (Tamm, 1991). El porcentaje de NH_4^+ fijado aumenta desde un 5-13% del nitrógeno total en los horizontes superficiales, a un 50% en los horizontes más profundos (Paul & Juma, 1981, Paul & Clark, 1989). En la mayoría de los suelos, el 30-60% del NH_4^+ fijado al complejo coloidal corresponde a la porción móvil que puede ser utilizada por los seres vivos (Kudeyarov, 1981).

En diversas circunstancias, la materia orgánica no se mineraliza completamente por vía aerobia y se acumula en formaciones sedimentarias, donde queda almacenada e incluso bloqueada, como en el caso actual de la turba o de los depósitos de petróleo, carbón y otros hidrocarburos fósiles (Ramade, 1977). El nitrógeno aparece en mucha menos cantidad que el carbono en los combustibles fósiles. Así, el carbón tiene 15-98% de carbono y 0.7-1.9% de nitrógeno, el petróleo 83-87% de carbono y 0.1-1.7% de nitrógeno y el gas natural 75-85% de

carbono y 5-10% de nitrógeno en forma de N_2 (Smil, 1985).

1.1.3- Interacciones entre los ciclos del carbono y del nitrógeno

El carbono y el nitrógeno interactúan estrechamente y sus ciclos influyen en los procesos más importantes de los ecosistemas terrestres. Además, las interacciones del carbono y del nitrógeno tienen implicaciones importantes y sorprendentes en la respuesta de los ecosistemas a los cambios ambientales (Tateno & Chapin, 1997). Estos ciclos están acoplados a través de los procesos de acumulación y descomposición de biomasa en el suelo y de almacenado en los seres vivos (Asner *et al.*, 1997). Asimismo, los flujos de nitrógeno y carbono están fuertemente influidos por la disponibilidad de agua y energía, ya que el aumento de la precipitación incrementa el reciclado del nitrógeno y el potencial de fijación de carbono y nitrógeno (Schimel *et al.*, 1997).

El carbono se fija a través de la fotosíntesis utilizando componentes nitrogenados, de ahí que la tasa de asimilación neta de carbono se incremente en función del nitrógeno de las hojas (Tateno & Chapin, 1997, Cornelissen *et al.*, 1997). La tasa de respiración de las plantas también está ligada a su contenido en nitrógeno, por ejemplo, cuando la energía generada por la respiración se usa para movilizar compuestos nitrogenados. La velocidad de senescencia del carbono y nitrógeno de las plantas es proporcional a su depósito de carbono y nitrógeno, respectivamente. Así, cuando el nitrógeno total del ecosistema o la tasa de descomposición aumentan, el suministro de nitrógeno aumenta, la eficiencia en el uso del nitrógeno disminuye y el carbono de la hojarasca se incrementa. Todo esto se atribuye a la saturación de la tasa fotosintética en las plantas que acumulan cantidades grandes de nitrógeno, como ocurre en los bosques tropicales (Tateno & Chapin, 1997). La fijación de nitrógeno requiere un gasto importante de carbono fotosintético. Las leguminosas consumen 2.9-6.1 g de carbono por cada gramo de nitrógeno fijado. Por ello, la fijación de nitrógeno se inhibe por falta de un suministro de carbono disponible (Paul & Clark, 1989).

El agua controla los flujos del carbono y nitrógeno a través del nitrógeno necesario para formar materia orgánica y del mineralizado después de la descomposición de la materia orgánica. Por esto, la evapotranspiración se correlaciona fuertemente con la disponibilidad de nitrógeno y la productividad primaria neta. Así, cuando el flujo de agua aumenta, se incrementan las entradas y salidas de nitrógeno y el potencial de fijación de carbono que, a su vez, produce un aumento del nitrógeno capturado en la materia orgánica y de su mineralización posterior, lo que eleva la cantidad de nitrógeno disponible para las plantas y permite una productividad primaria neta mayor. Los ecosistemas con una relación C/N alta en los tejidos vegetales son más eficaces en el uso de nitrógeno, mientras que los de relación C/N baja presentan tasas mayores de reciclado de nitrógeno por unidad de evapotranspiración. La fijación biológica del nitrógeno, influida por la disponibilidad de carbono y nitrógeno del suelo, también se correlaciona con la evapotranspiración anual. Por eso, en bosques húmedos tropicales y templados hay tasas mayores de fijación de nitrógeno que en sistemas áridos y

mésicos (Schimel *et al.*, 1997).

Durante la descomposición de los residuos vegetales, los ciclos del carbono y del nitrógeno en el suelo están muy unidos, sobre todo porque los microorganismos descomponedores asimilan al mismo tiempo ambos nutrientes (Mary *et al.*, 1996). La amonificación depende del nitrógeno disponible y del carbono orgánico metabolizable en los micrositios donde se produce el ataque microbiano (Mengel, 1996). Las plantas generalmente incrementan la inmovilización microbiana del nitrógeno edáfico, a través del carbono excretado por las raíces, pero también aumentan la mineralización del nitrógeno al estimular la actividad de microorganismos y protozoos (Bremer & Kuikman, 1997). Sin embargo, Jingguo & Bakken (1997) encontraron que en suelos con poca disponibilidad de nitrógeno, las raíces estimulan la mineralización de nitrógeno, no por una mejora de la actividad microbiana, sino limitando el suministro de nitrógeno mineral a la microflora, lo que reduce su crecimiento, la reinmovilización del nitrógeno y la mineralización del carbono.

El porcentaje de mineralización del nitrógeno de un sustrato depende de su facilidad para descomponerse y de su concentración en nitrógeno, por lo que se correlaciona positivamente con su contenido de nitrógeno y negativamente con su relación C/N (Janssen, 1996, De Neve & Hofman, 1996). Así, los valores de C/N inferiores a 10 orientan la descomposición de la materia orgánica hacia la mineralización, mientras que los superiores a 50 la dirigen hacia la humificación (Duchaufour, 1987). Asimismo, los residuos vegetales ricos en nitrógeno dan lugar a una asimilación neta, seguida de una fase de remineralización, mientras que los pobres en nitrógeno producen una mineralización neta, sin inmovilización. Además, como los microorganismos descomponedores del suelo tienen una relación C/N menor que la mayoría de los residuos vegetales, la disponibilidad de nitrógeno es un factor limitante y se puede agotar rápidamente causando una reducción de la tasa de mineralización del carbono (Mary *et al.*, 1996, Mengel, 1996).

El incremento de la disponibilidad de nitrógeno causado por las actividades humanas eleva la productividad y acumulación de biomasa y, por tanto, la cantidad de carbono almacenado en el ecosistema. Además, estos cambios en el nitrógeno alteran el ciclo global del carbono y afectan la tasa de incremento del CO₂ en la atmósfera y la respuesta de los ecosistemas a este incremento (Tateno & Chapin, 1997, Vitousek *et al.*, 1997). Así, las deposiciones de nitrógeno atmosférico por precipitación saturan con nitrógeno los ecosistemas, lo cual aumenta el reciclado de nitrógeno a través de la mineralización, nitrificación y lixiviado de NO₃⁻ en las aguas de drenaje (Koopmans *et al.*, 1997). También favorecen la acidificación de los suelos, afectando a las poblaciones bacterianas que disminuyen, mientras que los hongos se ven estimulados, y hacen que los nemátodos comedores de hongos dominen sobre los comedores de bacterias (Ruess *et al.* 1996).

La subida de la concentración de CO₂ incrementa la tasa neta de asimilación fotosintética de carbono por unidad de nitrógeno. Esta eficiencia alta en el uso del nitrógeno reduce la cantidad de nitrógeno de la hojarasca que retorna al suelo y su tasa neta de mineralización, con lo que disminuye el depósito de carbono y la producción primaria neta de

las plantas y se produce acumulación de carbono en el suelo, particularmente en ecosistemas ricos en nutrientes (Tateno & Chapin, 1997). Del mismo modo, el aumento de CO₂ favorece la disponibilidad de nitrógeno en el suelo si hay descomposición neta de la materia orgánica. Aunque la mineralización del nitrógeno está acompañada de producción de CO₂, la transferencia de nitrógeno desde el suelo a las plantas puede ocasionar un secuestro neto de carbono, ya que la relación C/N de las plantas es aproximadamente 10 veces la de la materia orgánica del suelo (Trumbore, 1997). Asimismo, el alza del CO₂ atmosférico puede incrementar la exudación radicular de carbohidratos, con lo que se estimularía la actividad desnitrificante, que depende del suministro de carbono (Smart *et al.* 1997). La concentración atmosférica de CO₂ se ha incrementado un 25% a lo largo del siglo XX, lo cual ha supuesto un aumento paralelo de la concentración de carbono y la disminución general de la concentración de nitrógeno en las hojas de las plantas C₃ (Peñuelas & Estiarte, 1997).

Los cambios en el uso del suelo generalmente provocan más lavado de nutrientes asociado a la descomposición rápida de residuos y erosión edáfica, lo que causa pérdidas permanentes de nitrógeno y reduce la producción primaria neta, la biomasa y el almacén de carbono (Tateno & Chapin, 1997). Así, la conversión de bosques a campos de cultivo reduce la cantidad de carbono edáfico entre el 10 al 40% de la cantidad inicial (Trumbore, 1997).

El incremento de incendios disminuye la productividad y el depósito de nitrógeno de los ecosistemas (Tateno & Chapin, 1997). Sin embargo, las condiciones ambientales que siguen al fuego favorecen a los microorganismos responsables de la mineralización y de la fijación de nitrógeno, contribuyendo a reemplazar el nitrógeno perdido. Así, el fuego estimula la actividad de los microorganismos edáficos que encuentran una fuente nueva e importante de carbono en los restos quemados de las plantas, temperatura del suelo más alta por el aumento de la radiación incidente, pH más favorable, cantidades mayores de nutrientes en forma iónica en las cenizas y más disponibilidad de agua al no haber pérdidas por evapotranspiración (Woodmansee & Wallach, 1981), hasta que se vuelve a instalar la comunidad vegetal.

Los cambios en la composición de especies, causados por invasiones o extinciones biológicas, tienen efectos importantes sobre los ciclos del carbono y del nitrógeno, si alteran el depósito de nitrógeno del ecosistema (Tateno & Chapin, 1997).

1.2- Antecedentes

La importancia que tienen los flujos de la materia orgánica en el funcionamiento de los ecosistemas se ha establecido por diversas investigaciones tanto en pastizales como en sabanas y bosques de diferentes latitudes.

En 1968, Rosenzweig determinó que uno de los procesos más importantes dentro de la dinámica de los ecosistemas, principalmente por sus aportes al ciclo de nutrientes, es la caída de hojarasca o desfronde. Lossaint (1973), Jansson & Berg (1985) y Stamou *et al.* (1994), entre otros, encontraron que el desfronde se produce en función directa de la fenología de las comunidades vegetales presentes y de la productividad, la cual está a su vez condicionada por

la temperatura, las precipitaciones, la evapotranspiración, los cambios físicos y químicos del suelo y la edad de las plantas.

Swift *et al.* (1979) establecieron que la integridad de un ecosistema se mantiene gracias a la transferencia de materia y energía que se da dentro de tres subsistemas diferentes: planta, herbívoro y descomponedor. En el subsistema planta, la producción primaria neta se almacena en tejidos perennes y contribuye al incremento neto de la biomasa. En el subsistema herbívoro, la producción primaria neta es consumida por animales que se alimentan de hojas, tallos y raíces. En el subsistema descomponedor, parte de esa producción entra en forma de hojarasca, fase importante dentro de la evolución de un ecosistema.

Autores como Mitchell *et al.* (1986), O'Connell (1987 y 1997), Leonardi *et al.* (1996), Caritat *et al.* (1997), Rapp *et al.* (1999), Santa Regina *et al.* (1999), Santa Regina & Tarazona (1999 y 2000) y Kurz *et al.* (2000) han estudiado la contribución de las diferentes estructuras vegetales arbóreas al total de hojarasca producida, observando que varía de acuerdo con la especie. Según los datos obtenidos por estos investigadores en relación a la masa seca total de hojarasca, las hojas representan entre el 46 y el 89.7% en árboles caducifolios y entre el 39 y el 61.9% en los perennifolios.

Holland & Coleman (1987), Ellenberg (1988), Horner *et al.* (1988), Facelli & Pickett (1991) y Rovira & Vallejo (1997 y 2000), entre otros, estudiaron los efectos de la hojarasca sobre el suelo, observando que ésta reduce la temperatura máxima edáfica, crea una barrera a la difusión del vapor de agua, impide la llegada de algunas semillas y dificulta la emergencia de plántulas y brotes, y, además, disminuye la infestación de malezas y previene la erosión del suelo.

La cantidad de hojarasca aportada por la vegetación y los factores que afectan a los procesos de descomposición, los cuales determinan en gran parte la cantidad de nutrientes que posteriormente estarán disponibles en un ecosistema, han sido estudiados principalmente por Sarmiento (1984), Santa Regina *et al.* (1986), Cotrufo *et al.* (1994, 1998 y 1999), O'Neill (1994), Coûteaux *et al.* (1995), Arp *et al.* (1997), De Angelis *et al.* (2000) y Gorissen & Cotrufo (2000). Estos investigadores observaron que la hojarasca pasa a través del ciclo de los descomponedores donde la energía acumulada se libera en forma de calor, elementos minerales, agua y CO₂ y que la concentración de CO₂ atmosférico es uno de los factores abióticos que ejerce mayor influencia sobre el equilibrio entre la calidad y descomposición de la hojarasca y la entrada de nutrientes a un ecosistema.

Meentmeyer (1978), Swift *et al.* (1979), Schelsinger & Hasey (1981), Schelsinger (1985), Santa Regina *et al.* (1986), O'Connell (1987), Rosich *et al.* (1989), Aranda *et al.* (1990), Hernández *et al.* (1992), Berg *et al.* (1993), Gallardo & Merino (1993 y 1999), Xamena *et al.* (1994), Stamou *et al.* (1994), Santa Regina & Tarazona (1995 y 2001), Cortez *et al.* (1996), Aerts (1997a), Ballini (1997) y Kurz *et al.* (2000), entre otros, han determinado que la descomposición de la hojarasca está controlada básicamente por tres factores: el clima, la calidad de la hojarasca y la abundancia de los organismos que intervienen en su descomposición, observando que en áreas sometidas a condiciones desfavorables, el clima, es el

factor dominante, mientras que, en condiciones climáticas más favorables, la calidad de la hojarasca, predomina como el factor regulador. Consideran, además, que la evapotranspiración es el índice climático que mejor explica las diferencias en las velocidades de descomposición entre sitios distintos a escala regional. Igualmente, estos estudios estiman las tasas de descomposición de la hojarasca y describen para distintas especies y diversas latitudes, a través de los modelos asintótico y exponencial, las variaciones en los procesos de descomposición.

La descomposición, según los ecosistemas y sus respectivas condiciones ambientales, puede ser un proceso continuo o estacional. Gray & Schlesinger (1981), Read & Mitchell (1983), Virzo De Santo *et al.* (1993), Hart *et al.* (1992), Cortez (1998) y Moro & Domingo (2000) observaron en ecosistemas mediterráneos, principalmente en bosques de coníferas y esclerófilos y en matorrales, que los cambios estacionales de las condiciones de temperatura y humedad, afectan la caída de hojarasca y limitan su tasa de descomposición. Sin embargo, el proceso de descomposición, en algunas ocasiones como en la primavera y el otoño, se acelera y las tasas de descomposición llegan a ser similares a las halladas en bosques templados.

El papel que desempeña la calidad de la hojarasca como regulador de la tasa de descomposición ha sido estudiado por diversos autores como, Berg & Staaf (1980), Berg *et al.* (1982a y 1982b), Wessen (1983), Berg (1986), Ferrán & Vallejo (1992), Gallardo & Merino (1992), Cortez *et al.* (1996), Heal *et al.* (1997), Hammel (1997), Cotrufo *et al.* (1999) y De Angelis *et al.* (2000), quienes encontraron que la hojarasca de árboles caducifolios muestra una correlación inversa entre la concentración de nitrógeno y las concentraciones de lignina y polifenoles. Igualmente, observaron que la relación C/N es un buen índice de la calidad de la hojarasca y que, en general, la cantidad inicial de nitrógeno y lignina controla la mineralización de la hojarasca.

Di Castri (1973), Swift *et al.* (1979), Bertrand & Lumaret (1992), Brussaard (1997), Tian *et al.* (1997), Wachendorf *et al.* (1997), Waid (1997) y Cortez (1998), entre otros investigadores, han estudiado la interacción entre los diferentes organismos edáficos, su función en la descomposición de la hojarasca y su influencia e impacto sobre las características físicas y químicas del suelo, y Aranda *et al.* (1990) investigaron la relación entre la diversidad de la comunidad faunística edáfica y la descomposición.

Attiwill (1968), Lossaint (1973), Whittaker *et al.* (1979), Aber & Melillo (1980), Vogt *et al.* (1986), Escudero *et al.* (1992), Caritat *et al.* (1997), Aerts (1997b), Santa Regina (1995 y 2000) y Santa Regina & Tarazona (2001), han definido el papel que desempeña la hojarasca en el reciclado de nutrientes, la transferencia de energía entre el sistema planta-suelo y las entradas anuales de nutrientes a través de la hojarasca en diferentes ecosistemas.

En España, la mayoría de estudios sobre desfronde y descomposición de hojarasca y su influencia sobre el suelo, se han centrado en especies con hojas esclerófilas, caracterizadas por un contenido alto de componentes estructurales recalcitrantes y niveles bajos de nutrientes foliares (Escarré *et al.*, 1984, Santa Regina *et al.*, 1986 y 1999, Alvera, 1990, Ferrán & Vallejo, 1992, Hernández *et al.*, 1992, Escudero *et al.*, 1987 y 1992, Moro, 1992, Gallardo & Merino,

1992, 1993 y 1999, Caritat *et al.*, 1994, Gallego *et al.*, 1994, Martín *et al.*, 1994 y 1997, Xamena *et al.*, 1994, García-Plé *et al.*, 1995, Hernández, *et al.*, 1995, Santa Regina & Tarazona, 1995, 1999, 2000 y 2001, Martín *et al.*, 1997, Santa Regina, 1995 y 2000, Pardo *et al.*, 1997, Gallardo *et al.*, 1998).

En el Departamento de Ecología de la Universidad Complutense de Madrid y, posteriormente, en la Universidad San Pablo de Madrid, se trabaja desde hace tiempo en la interacción que se establece entre plantas fijadoras de nitrógeno y el suelo, observando cómo se modifican los factores físicos, químicos y biológicos del suelo, lo que a su vez, estimula o inhibe a diversas poblaciones microbianas edáficas. Estas investigaciones han originado varias tesis de Licenciatura y Doctorado y publicaciones como: Gutiérrez Mañero (1980), Burguete (1982), Gutiérrez Mañero & Bermúdez de Castro (1983), Pozuelo González (1984), Bermúdez de Castro & Gutiérrez Mañero (1985), Yuste (1985), Gutiérrez Mañero (1987), Aranda (1989), Aranda *et al.* (1990), Llinares (1990 y 1993), Oliver (1990), Schmitz (1990), De las Heras (1991), Pozuelo González *et al.* (1992 y 1995), Acero (1993), Acero *et al.* (1994), Probanza (1994), Gutiérrez Mañero *et al.* (1994 y 1995), Ramos (1995), Bermúdez de Castro *et al.* (1996), Pérez Hernández (1996), Mateus (1997), Lucas (1998), Ruiz (1999) y Oliver *et al.* (2000).

Los atributos químicos y estructuras propias que presentan los arbustos serranos y las diferencias entre el contenido de nitrógeno del suelo que necesitan para su arraigo y desarrollo las jaras y las leguminosas arbustivas (Moro *et al.*, 1996), pueden conducir a patrones de desfronde y descomposición alejados de la dinámica habitual de la mayoría de las especies hasta ahora estudiadas. De ahí, la necesidad de investigar la dinámica de la pérdida de peso y descomposición de la hojarasca, la interacción planta-suelo, la influencia de la descomposición de la hojarasca sobre las características del suelo y el reciclado de nutrientes, aprovechando la experiencia metodológica adquirida por los investigadores del Departamento de Ecología de la Universidad Complutense de Madrid antes citados.

1.3- Objetivos

Como objetivo general para la realización de esta tesis, se propuso:

Estimar y valorar cómo influyen sobre algunos aspectos de la fertilidad del suelo seis especies arbustivas de la Sierra de Guadarrama (Madrid), cinco leguminosas, *Adenocarpus hispanicus*, *Cytisus purgans*, *Cytisus scoparius*, *Genista cinerea* y *Genista florida*, y una cistácea, *Cistus laurifolius*, y observar si existen diferencias entre el efecto sobre el suelo de las leguminosas y el de la jara.

Para alcanzar este fin se establecieron los siguientes objetivos particulares:

1)- Estudiar la densidad, cobertura y fenología de dichos arbustos en una ladera de la Sierra de Guadarrama y delimitar así la zona de muestreo.

2)- Observar la nodulación de las leguminosas.

3)- Cuantificar el desfronde de los seis arbustos y su contenido en carbono y nitrógeno.

4)- Determinar el modelo de descomposición de la hojarasca y de las entradas de carbono y nitrógeno en el suelo.

5)- Comparar el desfronde y la descomposición de la hojarasca de las leguminosas y de la jara.

6)- Valorar cómo dichos arbustos modifican algunas variables físicas, químicas y biológicas del suelo relacionadas con su fertilidad: textura, capacidad máxima de retención de agua, pH, capacidad de intercambio catiónico, carbono orgánico, nitrógeno total, nitrógeno amonio, nitrógeno nitrato, relación C/N, gradientes de carbono y nitrógeno, respiración y capacidad de descomposición del suelo donde crecen.

7)- Comparar los valores obtenidos de las variables físicas, químicas y biológicas de los suelos de las leguminosas y de la jara.

2- ZONA DE ESTUDIO

2.1- Delimitación y descripción del área de muestreo

En julio-agosto de 1993 se buscó una zona de la Sierra de Guadarrama en la que hubiera suficientes arbustos de distintas especies que permitiera el estudio que se pretendía realizar. Se eligió una ladera situada al sureste del Alto del León (Puerto de Guadarrama), orientada al Suroeste, por donde corre el arroyo del Tejo que desemboca en el río Guadarrama. En esta ladera se delimitó una zona de 12 hectáreas que atraviesa en diagonal, en dirección SO-NE, un área rectangular cuyos vértices están definidos por las coordenadas U.T.M. representadas en la Fig. 2 (pág. 30). Este área de muestreo que abarca desde los 1555 a los 1180 m s.n.m., parcelas 1 a 12 respectivamente, tiene una longitud de 1200 m, un desnivel de 375 m y una pendiente del 31.25%.

Desde un punto de vista bioclimático, el área de muestreo se encuadra dentro de la subregión caracterizada por tener un clima mediterráneo subhúmedo de tendencia centroeuropea y una vegetación predominante de *Genista florida-Quercus pyrenaica* (Allué, 1966). Esta subregión se corresponde con el piso bioclimático supramediterráneo, que abarca aproximadamente el intervalo de altitud de 1200 a 1600 m, con quien coincide en la vegetación potencial (escobón-roble melojo), en el ombrotipo (subhúmedo) y en el grado de continentalidad (semicontinental) (Rivas-Martínez, 1982, 1992). Otras denominaciones similares para el clima

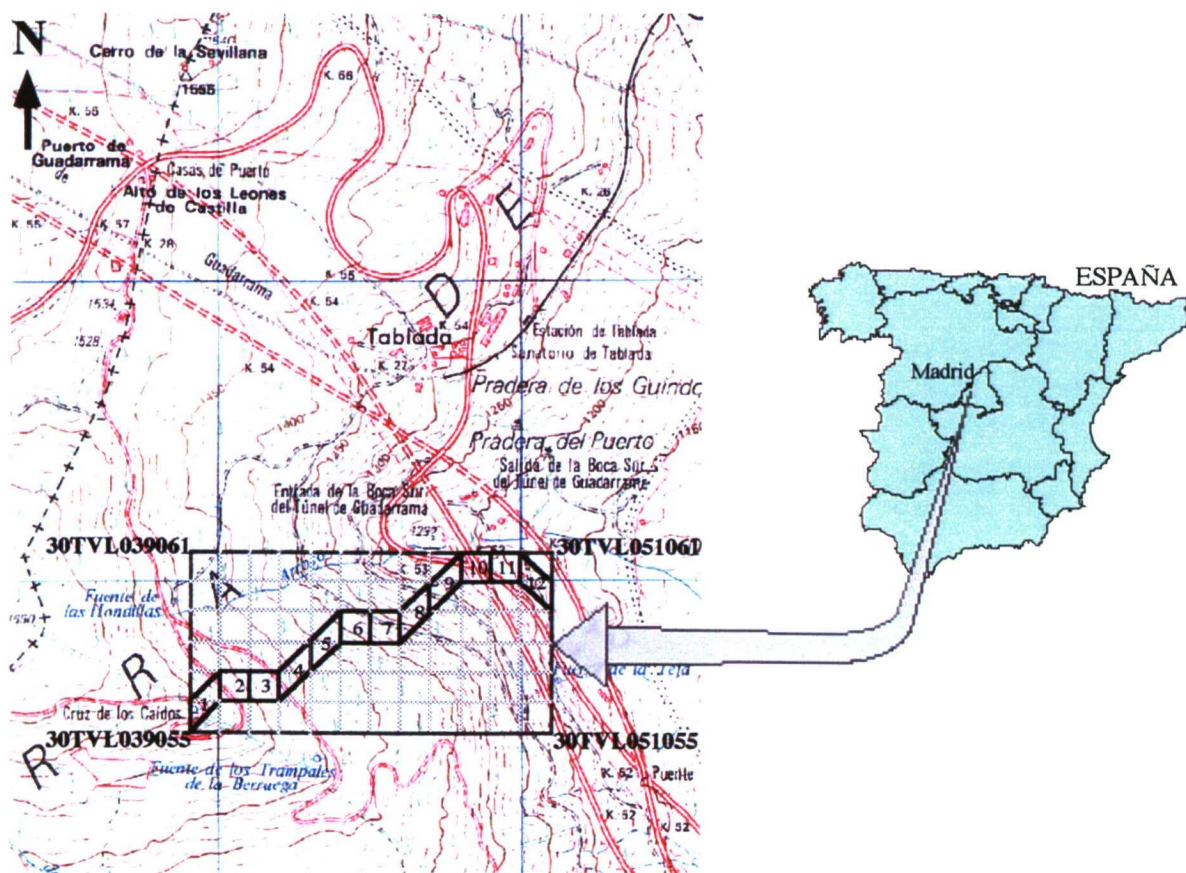


Fig. 2. Mapa del área de muestreo.

del área de muestreo basadas únicamente en mediciones de temperatura y precipitación son: mediterráneo templado-frío y húmedo (Gandullo *et al.*, 1976, C.A.G.C.M., 1984) o mediterráneo húmedo (Izco, 1984).

La Sierra de Guadarrama pertenece a la región geológica conocida como Macizo Hespérico o Hercínico, formado en el Carbonífero Superior como consecuencia de la orogenia Hercínica. Posteriormente, la orogenia Alpina afectó a la mayor parte de los materiales del Macizo Hespérico dando lugar a la fracturación del basamento precámbrico-paleozoico en bloques y a la adaptación a éstos, por pliegues o fallas, de los sedimentos mesozoicos, terciarios y cuaternarios. La orogenia Alpina reactivó los relieves dando lugar a la elevación del Sistema Central y a la aparición de las fosas del Duero y Tajo durante el Terciario y principios del Cuaternario (Pedraza, 1992).

A grandes rasgos el área de muestreo está formada mayoritariamente por granitos biotíticos de grano medio a grueso con textura equigranular y tonos grises, pero no faltan las texturas porfídicas con fenocristales feldespáticos. Estos granitos biotíticos, que tienen gran estabilidad en pendientes, resistencia a la erosión y poca permeabilidad y heterogeneidad litológica, dan lugar a los berrocales degradados, paisajes formados por acumulación de bloques de granito, desgajados a favor de fracturas y diaclasas, e interrumpidos por grandes franjas de alteración (C.A.G.C.M., 1987). Pertenecen al tipo de las adamellitas, afloradas en los plegamientos de finales de la Orogenia Hercínica y remodeladas por la Orogenia Alpina, aunque también hay algunos coluviones cuaternarios. Así, la parte inferior del área de muestreo (parcelas 8 a 12) está compuesta por adamellitas con cordierita y enclaves microgranudos abundantes (tipo Alpedrete). Estas adamellitas, que ocupan, por lo general, las partes más bajas, y que han sido tradicionalmente explotadas para material de construcción, son rocas de grano medio, poco o moderadamente porfídicas (fenocristales de feldespato de 2-3 cm), de coloración gris que presentan frecuentes enclaves microgranulares oscuros y metamórficos, más escasos como rasgo característico. Están constituidas mineralógicamente por cuarzo, plagioclasa, feldespato potásico y biotita, presentando con cierta frecuencia cordierita y cantidades pequeñas de moscovita; los minerales accesorios más frecuentes son: apatito, circón, monacita y minerales opacos, mientras que moscovita, esfena, clorita, clinozoisita, epidota, rutilo, prehnita y pinnita, aparecen como minerales secundarios más corrientes. La parte superior del área de muestreo (parcelas 1 a 7) está compuesta por adamellitas porfídicas de grano grueso, con anfíbol ocasional (tipo La Granja). Estas adamellitas son tipos muy porfídicos de grano medio-grueso, con fenocristales abundantes de feldespato de hasta 3-4 cm, que suelen contener enclaves microgranudos, melanocratos, poco frecuentes. Están constituidas por cuarzo, plagioclasa, feldespato potásico y biotita como minerales principales y ocasionalmente anfíbol. Los minerales accesorios más frecuentes son: apatito, circón, allanita, monacita, fluorita y minerales opacos y los secundarios más corrientes, sericita, esfena, clorita, clinozoisita, epidota, rutilo y prehnita. En la parte central del área de muestreo (parcelas 6 y 7) también hay coluviones cuaternarios que se sitúan en los márgenes del curso alto del arroyo del Tejo, que desemboca en el río Guadarrama (I.T.G.M., 1990).

En el área de muestreo aparecen asociados suelos de textura media sobre granitos, leptosoles y cambisoles; el leptosol úmbrico, principal de la asociación, se corresponde con el ranker de la clasificación de la F.A.O. (Monturiol & Alcalá del Olmo, 1990a). La capacidad potencial de uso agrícola de estos suelos está limitada por el elevado riesgo y grado de erosión de la zona, con pendientes del 2-8% (Monturiol & Alcalá del Olmo, 1990b).

La vegetación de la Sierra de Guadarrama, hasta la cota superior, está representado por formaciones arbóreas esclerófilas perennifolias (desde los 800 m a los 1200 m), plano-caducifolias (desde los 1200 a los 1600) y aciculifolias (desde los 1600 m a los 2000 m), a las que suceden las de matas retamoides y aciculifolias y, finalmente, prados de caméfitos y hemicriptófitos. Así, el área de muestreo está ocupado por bosque esclerófilo (parcelas 11 y 12) y caducifolio (parcelas 1 a 10). La zona del bosque esclerófilo, que se extiende sobre el pedimento granítico y puede llegar en muchos puntos hasta los 1400 m, es el resto del gran encinar de *Quercus rotundifolia* Lam. que cubría la submeseta sur y de sus derivaciones regresivas, con enclaves locales de bosques caducifolios y galerías. La intervención humana ha sido tan fuerte y prolongada que, en vez de bosque, es más frecuente encontrar masas aclaradas formando las típicas dehesas y montes huecos, o bien chaparrales con matorral de jara pringosa, cantueso, mejorana, bolina, etc. Sobre la roca desnuda, la deladera y el berceo, caracterizan la vegetación de los berrocales. En elevaciones pequeñas, con menor posibilidad de almacenamiento de agua en el suelo, el enebro acompaña o sustituye a la encina. En cambio, en zonas llanas, navas o valles, con más acúmulo de tierra y retención de humedad, el fresno marca el contraste. En las zonas más bajas la retama caracteriza el subvuelo del encinar degradado. Entre los 1000 y los 1400 metros, donde según las situaciones, la encina entra en contacto con el roble melojo, se pueden encontrar repoblaciones de pino resinero y, en el límite de su descenso, de pino albar. Por debajo de los 900 metros, son frecuentes las repoblaciones de pino piñonero. Por encima de los 1200 metros de altitud media (más abajo en las umbrías y valles frescos, más arriba en solanas y laderas secas), el clima se torna más húmedo y fresco y la encina es sustituida por el roble melojo cuyas masas, muy deterioradas y discontinuas, forman una banda que define el piso montano. El tratamiento tradicional del robledal en la sierra ha sido el de monte bajo, acompañado frecuentemente de incendios y pastoreo; el ramoneo, en todo caso, ha constituido una explotación complementaria de la extracción de leñas y carbones. En estas condiciones se ha mantenido en muchos casos un verdadero bosque frutescente, formado por gran densidad de brotes de raíz; no obstante, la vitalidad de las cepas llega a decaer si las acciones destructoras continúan; entonces es el momento propicio para la invasión masiva de la jara de estepa. También el pino albar, en circunstancias adecuadas, puede rebasar su límite inferior y apoderarse rápidamente de estos terrenos en los que el robledal, menos preparado para una regeneración rápida, ha cedido momentáneamente. Así se mantienen buenos pinares, en las zonas bajas de los valles de umbría especialmente, libres de competencia gracias a la explotación forestal; sin embargo, puede reconocerse en ellos la presencia del roble, formando un sotobosque más o menos denso. No suelen faltar, como acompañantes del roble, el escobón, la retama negra, el cambroño y la hiniesta. Estos pinares que invaden el robledal, favorecidos

por la acción del hombre, suelen tener una vegetación más rica y estratificada donde se encuentran, además de la retama negra y el escobón, el saúco y el helecho águila entre otras especies. También aparece el piorno serrano acompañando al berceo en las crestas secas y pedregosas. El fresno comparte estas estaciones siempre que el sustrato sea suficientemente suelto. Hacia los 1600 m (mucho más abajo en las umbrías y en los valles afluentes) las condiciones climáticas imponen la sustitución del roble melojo por el pino albar. En estos pinares "típicos" (situados por encima de los 1600 metros) no suele faltar el piorno serrano y el enebro rastrero (Ruiz del Castillo, 1976).

Las formaciones vegetales y usos actuales del suelo que se dan en el área de muestreo son: repoblaciones de pino albar, matorrales acidófilos montanos donde predominan formaciones de leguminosas arbustivas (piornales, retamales, cambroñales, hiniestales y escobonales), núcleos urbanizados y zonas afectadas por las expansiones de núcleos urbanos (C.A.G.C.M., 1984). Así, en el área que va desde los 1550 m a los 1225 m (parcelas 1 a 9 y mitad de la 10) hay repoblaciones de pino albar en estado de fustal. Son montes de utilidad pública del Ayuntamiento de Guadarrama. El resto de parcelas, desde los 1225 m a los 1175 m, están incluidas en una zona considerada como improductiva con cascós urbanos, carreteras, caminos, ríos, embalses y otras zonas sin ningún aprovechamiento agrícola (Ministerio de Agricultura, 1977).

2.2- Búsqueda de arbustos

Como en esta tesis se pretende valorar la influencia de arbustos serranos sobre el suelo, se hizo un estudio previo y detallado de la abundancia y distribución de las especies leñosas del área de muestreo.

La recogida de datos se realizó en noviembre de 1993. Para ello el área de muestreo, previamente delimitada sobre un mapa de escala 1:25000 (I.G.N., 1985) y dividida en 12 parcelas de una hectárea de superficie (Fig. 2, pág. 30), se trasladó a un mapa de escala 1: 5000 (C.P.T.C.M., 1984), a una fotografía aérea ampliada de la zona (Fig. 3, pág. 34) y a una hoja de papel milimetrado, donde en cada una de las 12 parcelas de 900 cuadrados de 1 mm², se eligieron al azar 10 cuadrados que en el campo equivalían a 11.111 m² (Fig. 4, pág. 34). Una vez fijado cada cuadrado en el campo con ayuda de la fotografía aérea, se anotaron las especies leñosas que caían dentro de cada uno de estos cuadrados.

La altitud y pendiente de cada uno de los 120 cuadrados se obtuvo del mapa de escala 1:5000. La frecuencia de aparición de las especies leñosas se calculó por medio de la expresión: $F = (N/C) \cdot 100$, donde F es la frecuencia de aparición de una especie expresada en porcentaje, N es el número de cuadrados de 11.111 m² en los que aparece una especie determinada y C es el número total de cuadrados (Kershaw, 1973). La distribución de la abundancia se halló a partir del número de cuadrados de cada parcela de 1 hectárea con presencia de una especie determinada.

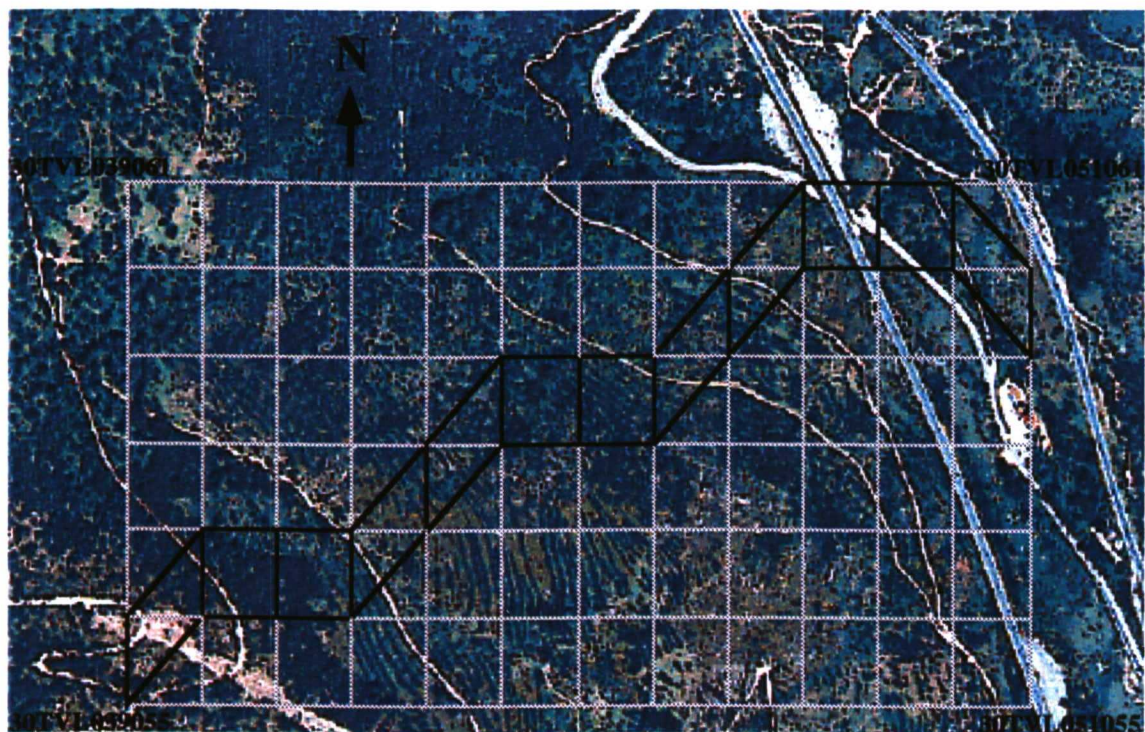


Fig. 3. Fotografía aérea del área de muestreo.

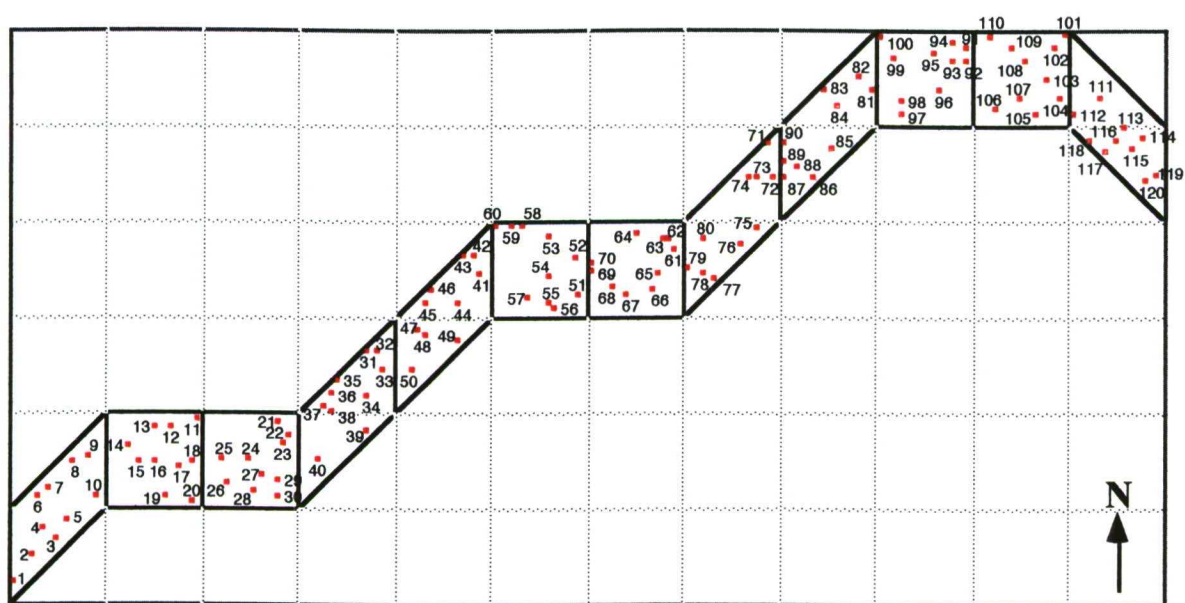


Fig. 4. Cuadrados de muestreo elegidos al azar.

En los Apéndices 1 y 2 (págs. 219 y 221) se hallan los resultados de la presencia-ausencia de las especies leñosas y de la frecuencia de aparición de las encontradas. En la Fig. 5 (pág. 35) se resume la frecuencia de aparición y en la Fig. 6 (pág. 35), la distribución de la abundancia a lo largo del área de muestreo.

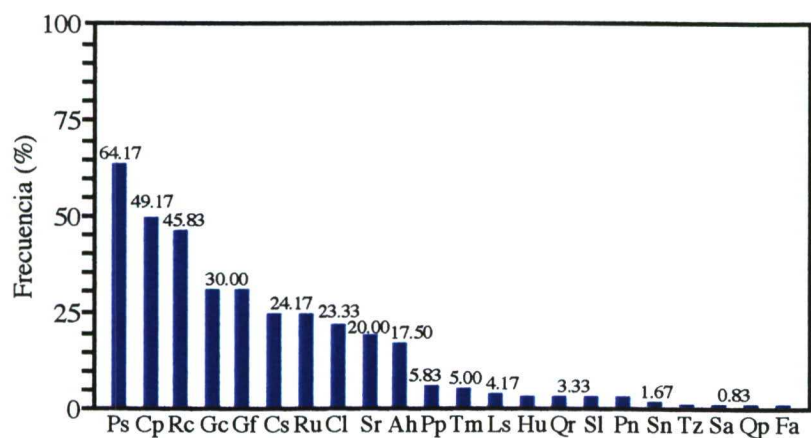


Fig. 5. Frecuencia de aparición de las especies leñosas encontradas.

Ps = *Pinus sylvestris*, Cp = *Cytisus purgans*, Rc = *Rosa* spp., Gc = *Genista cinerea*, Gf = *Genista florida*, Cs = *Cytisus scoparius*, Ru = *Rubus* spp., Cl = *Cistus laurifolius*, Sr = *Santolina rosmarinifolia*, Ah = *Adenocarpus hispanicus*, Pp = *Pinus pinaster*, Tm = *Thymus mastichina*, Ls = *Lavandula stoechas*, Hu = *Halimium umbelatum*, Qr = *Quercus rotundifolia*, Sl = *Salix alba*, Pn = *Populus nigra*, Sn = *Sambucus nigra*, Tz = *Thymus zygis*, Sa = *Sorbus aria*, Qp = *Quercus pyrenaica*, Fa = *Fraxinus angustifolia*.

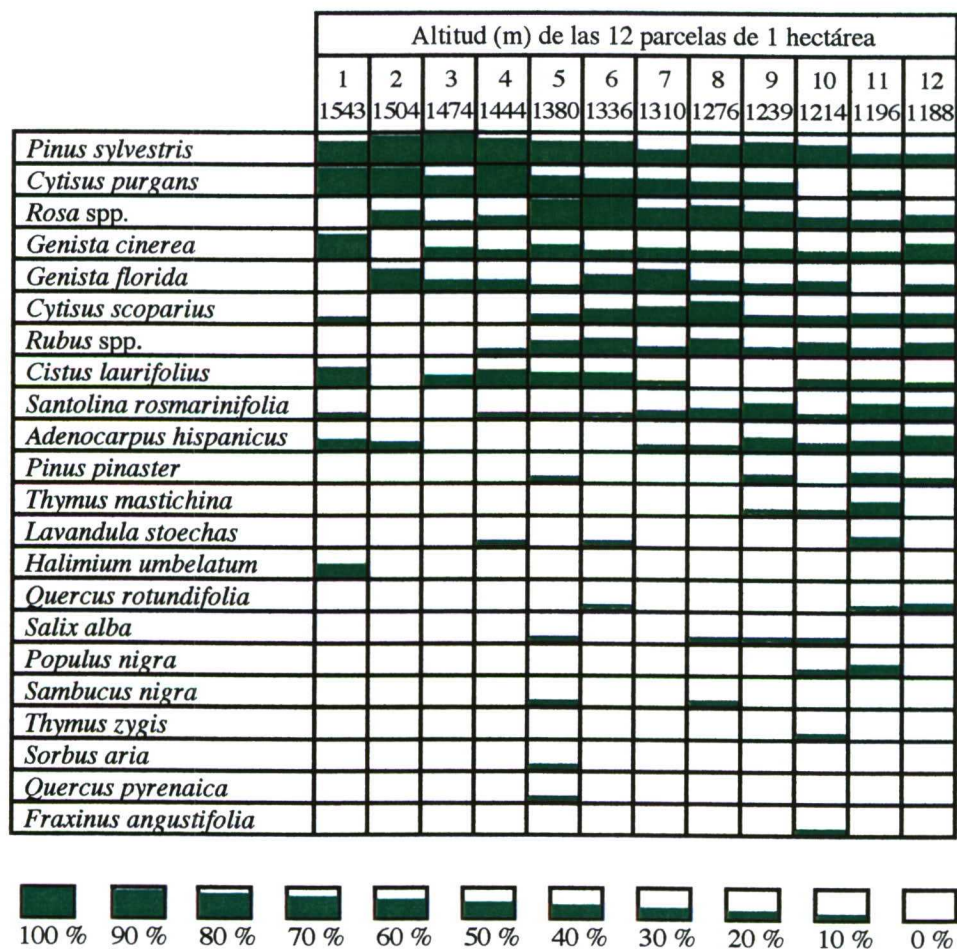


Fig. 6. Distribución de la abundancia de las especies leñosas en el área de muestreo.

Se encontraron 22 especies leñosas. Dos coníferas arbóreas: pino negral, resinero o marítimo, (*Pinus pinaster* Aiton) y pino albar o de Valsáin (*Pinus sylvestris* L.). Cinco leguminosas arbustivas o piornos: escobón (*Genista florida* L.), hiniesta (*Genista cinerea* (Vill.) DC. subsp. *cinerascens* (Lange) Rivas-Martínez), piorno serrano (*Cytisus purgans* (L.) Boiss.), retama negra (*Cytisus scoparius* (L.) Link) y cambroño (*Adenocarpus hispanicus* (Lam.) DC. subsp. *hispanicus*). Dos jaras: jara de estepa (*Cistus laurifolius* L.) y jaguarzo (*Halimium umbellatum* (L.) Spach. subsp. *viscosum* (Willk.) P. Silva). Cuatro especies arbustivas derivadas de la degradación de los jarales: cantueso (*Lavandula stoechas* L. subsp. *pedunculata* (Miller) Samp.), bolina (*Santolina rosmarinifolia* L.), tomillo aceitunero (*Thymus zygis* L.) y mejorana (*Thymus mastichina* L.). Dos arbustos espinosos: rosal silvestre (*Rosa* spp.) y zarzamora (*Rubus* spp.). Siete frondosas arbóreas: chopo (*Populus nigra* L.), fresno (*Fraxinus angustifolia* Vahl), sauce blanco (*Salix alba* L.), saúco (*Sambucus nigra* L.), sorbo (*Sorbus aria* (L.) Crantz), encina (*Quercus rotundifolia* Lam.) y roble melojo (*Quercus pyrenaica* Willd.).

La especie más frecuente fue *P. sylvestris* (64.17%), repoblado por debajo de su zona natural, seguida por *C. purgans* (49.17%), también por debajo de su piso de vegetación potencial y asociada a *P. sylvestris*. Los arbustos espinosos (*Rosa* spp. y *Rubus* spp.), el resto de los piornos (*C. scoparius*, *A. hispanicus*, *G. florida* y *G. cinerea*), *C. laurifolius* y *S. rosmarinifolia* tienen una frecuencia intermedia. Entre las menos frecuentes se encuentra *Q. pyrenaica* (0.83%), sustituida por *P. sylvestris*.

Con la información obtenida se eligieron las cinco leguminosas encontradas: *Cytisus purgans*, *Cytisus scoparius*, *Adenocarpus hispanicus*, *Genista florida* y *Genista cinerea* y una cistácea: *Cistus laurifolius*. Las descripciones de estas especies aparecen en el Apéndice 3 (pág. 222).

Para delimitar una zona en la que estuvieran bien representados los 6 arbustos elegidos y que permitiera realizar los muestreos de los Capítulos 3, 4, 5 y 6, se procedió a medir la densidad y cobertura de cada una de las parcelas.

La recogida de datos se realizó en febrero de 1994. Para ello se utilizaron los 120 puntos empleados para la estimación de la abundancia de las especies leñosas (Fig. 4, pág. 34). En cada uno se delimitó un cuadrado de 4 m² con 4 listones de madera. Los datos de densidad y cobertura se obtuvieron a través de la representación, en cuadrados de papel milimetrado de 50 mm de lado (Fig. 7, pág. 37), del área proyectada por los individuos de cada una de las 6 especies de arbustos y que caían dentro de cada uno de los cuadrados de 4 m². Se consideró un individuo cada arbusto que tenía un tallo o tronco claramente separado del de otros.

La densidad por hectárea se calculó según la expresión: Densidad = (N/A).10000, donde N es el número de individuos de cada especie contados en los 120 cuadrados de 4 m² del área de muestreo y A es el área total muestreada (480 m²). La cobertura en cada cuadrado de 4 m² se estimó según la expresión: % Cobertura = (N/T).100, donde N es el número de cuadrados de 1 mm² contenidos en el área proyectada por cada especie de arbusto y T es el número total de cuadrados de 1 mm² que contiene cada cuadrado de 50 mm de lado, o sea de 2500 mm². La cobertura media de cada arbusto en el área de muestreo se halló dividiendo entre 120 la

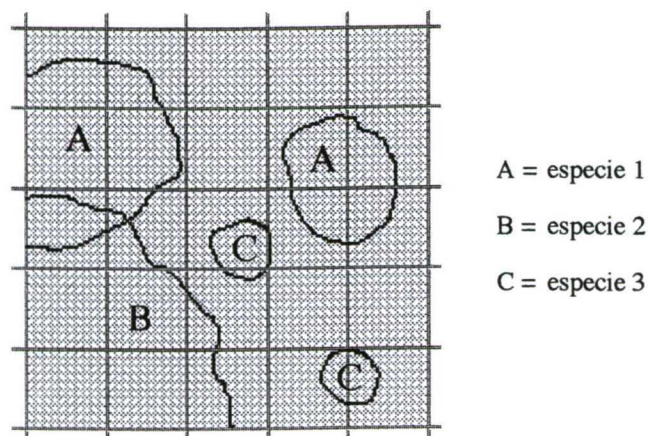


Fig. 7. Cuadrado de papel milimetrado para calcular la densidad y cobertura.

cobertura total estimada en los 120 cuadrados de 4 m² (Kershaw, 1973). La distribución de la densidad y cobertura se halló a partir de la densidad y cobertura total de una especie determinada en cada parcela de 1 hectárea.

La densidad y cobertura de los 6 arbustos se resumen en la Fig. 8 (pág. 37). En el Apéndice 4 (pág. 230) se halla una información más detallada al respecto.

Estos resultados indican una cobertura total baja (24.80%) en la que el porcentaje mayor corresponde a *Cytisus purgans* (9.31%) y el menor a *Cistus laurifolius* (1.98%). La densidad total también es baja (10167 individuos/hectárea), aproximadamente 1 individuo por m². *Cytisus purgans* tiene la mayor (4896 individuos/hectárea) y *Adenocarpus hispanicus* la menor (667 individuos/hectárea).

La distribución de la densidad y cobertura de las 6 especies de arbustos a lo largo del área de muestreo está representada gráficamente en la Fig. 9 (pág. 38).

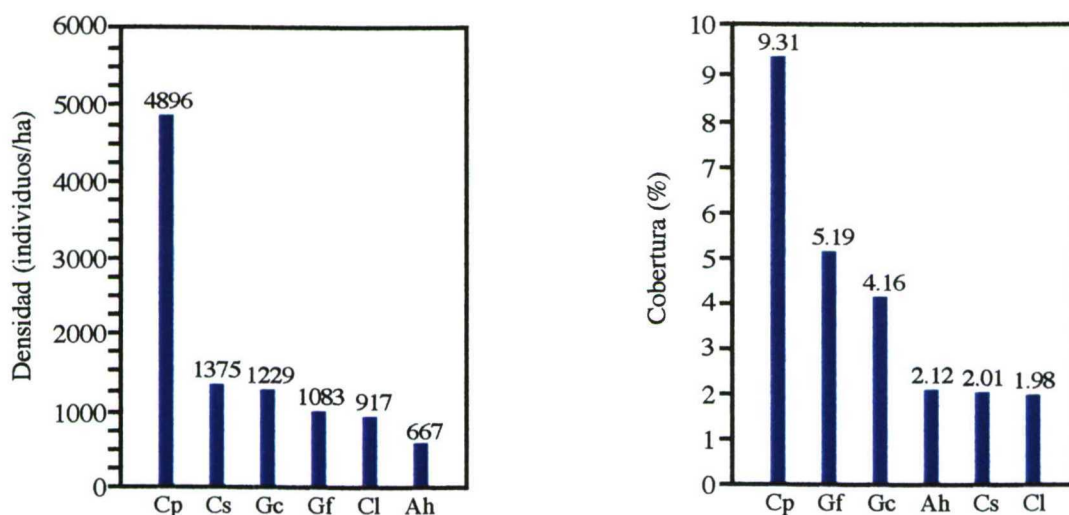


Fig. 8. Densidad (individuos/ha) y cobertura (%) de las 6 especies de arbustos.

Cp = *Cytisus purgans*, Cs = *Cytisus scoparius*, Ah = *Adenocarpus hispanicus*,
Gf = *Genista florida*, Gc = *Genista cinerea*, Cl = *Cistus laurifolius*.

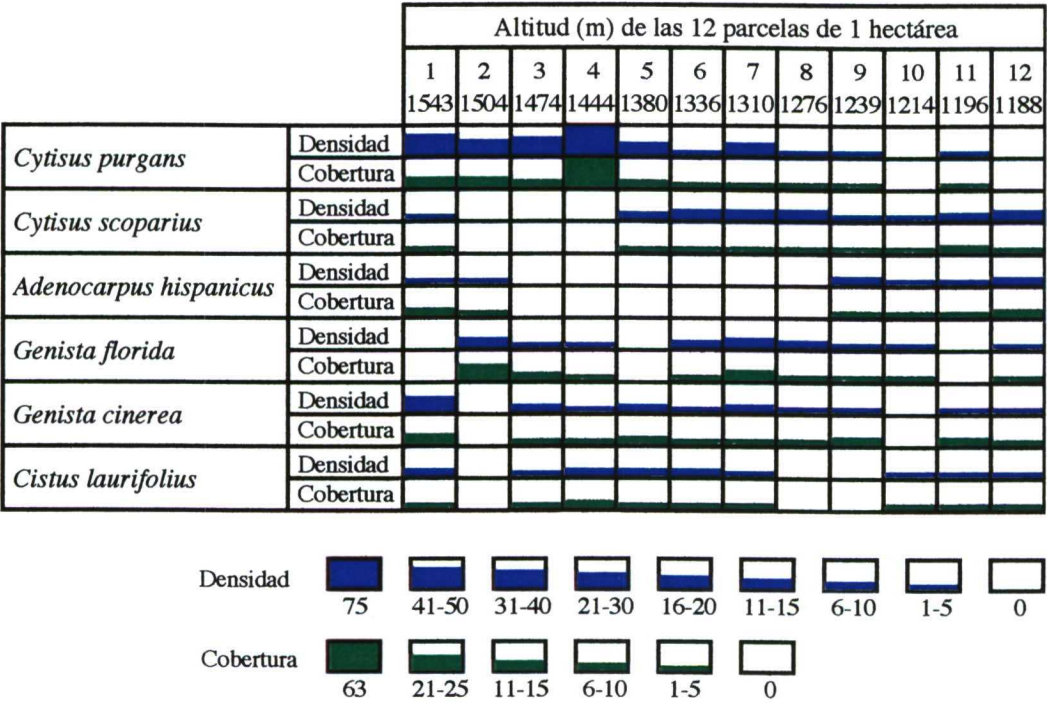


Fig. 9. Distribución de la densidad y cobertura de los 6 arbustos en el área de muestreo.

2.3- Determinación de la zona de estudio

La información obtenida permitió elegir las 2 parcelas de menor altitud como la zona más apropiada para estudiar el efecto de los arbustos sobre el suelo (Fig. 10, pág. 39). La elección de estas 2 parcelas se debió a que en ellas aparecían los 6 arbustos con densidad y cobertura suficientes para hacer los muestreos, los ejemplares de las 6 especies tenían un porte similar, su distancia era tal que permitía trazar transectos suficientemente largos para recoger las muestras de suelo sin que se solaparan los doseles de los arbustos y, además, es una zona poco visitada y de fácil acceso.

En la Fig. 11 (pág. 40) se muestran 10 fotografías de la zona:

- 1)- Vista al Sur con *Rosa* spp., *Cytisus scoparius* y *Stipa gigantea*.
- 2)- Vista al Suroeste con *Quercus rotundifolia*, *Adenocarpus hispanicus* y *Stipa gigantea*.
- 3)- Vista al Este con la pista asfaltada, *Stipa gigantea* y *Cistus laurifolius* en primer lugar y la Autovía A-6, *Populus nigra* y *Quercus rotundifolia* al fondo.
- 4)- Vista al Noroeste con *Genista cinerea*, *Rubus* spp. y *Pinus pinaster* y un vertedero.
- 5)- Vista al Sureste con la pista asfaltada, *Stipa gigantea*, *Cytisus scoparius* y *Pinus sylvestris* y la Autovía A-6 al fondo.
- 6)- Vista al Norte con *Rosa* spp., *Cytisus scoparius*, *Genista florida* y *Stipa gigantea*.
- 7)- Vista al Sureste con la pista asfaltada en el centro, *Genista florida* a la derecha y *Stipa gigantea* y *Pinus sylvestris* a ambos lados.

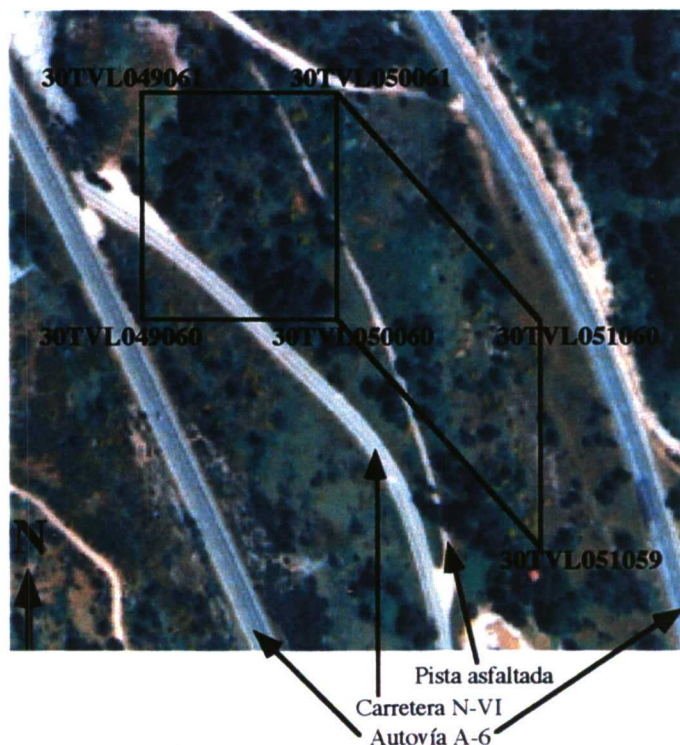


Fig. 10. Vista aérea de la zona de estudio.

- 8)- Vista al Noroeste con la pista asfaltada y *Stipa gigantea*, *Genista florida* y *Pinus sylvestris*.
- 9)- Vista al Este con *Genista cinerea*, *Adenocarpus hispanicus* y *Stipa gigantea* en primer lugar y la autovía A-6 al fondo.
- 10)- Vista al Norte con *Stipa gigantea* y *Cytisus purgans* en primer lugar y *Pinus sylvestris* y *Populus nigra* al fondo.

Para tener una idea de las temperaturas y precipitaciones mensuales de la zona y, debido a la falta de datos del observatorio del Puerto de Guadarrama, el más cercano, se ha utilizado el método de Gandullo *et al.* (1976), quienes a partir de los datos del período 1955-1969 en diversos observatorios de la vertiente sur de la Sierra del Guadarrama, hallaron rectas de regresión que relacionan la temperatura y la precipitación con la altitud, ajustadas a cada uno de los observatorios de dicha vertiente (Tab. 8, pág. 41).

A partir de los valores de temperatura y precipitación media mensual y anual y los días de nieve al año para la altitud de 1200 m, calculados según el método de Gandullo *et al.* (1976), (Apéndice 5, pág. 233) se construyó el diagrama ombrotérmico de la zona de estudio (1200 m) (Fig. 12, pág. 41).

El suelo de las parcelas elegidas para realizar los muestreos es un leptosol ranqueriforme sobre granitos. Tiene una profundidad media de 30 cm y textura franco arenosa. La Tab. 9 (pág. 41) recoge algunas de las características físicas y químicas medidas en dicho suelo.



1



2



3



4



5



6



7



8



9



10

Fig. 11. Vistas de la zona de estudio.

Tab. 8. Observatorios meteorológicos empleados por Gandullo *et al.* (1976)
para calcular la temperatura y precipitación medias según la altitud.
(P) = observatorio pluviométrico, (T) = observatorio termométrico,
(*) = observatorio pluviométrico y termométrico.

(*)	Puerto de Navacerrada (1860 m)
(P)	El Escorial-Cuelgamuros (1300 m)
(P)	Miraflores-Bustarviejo (1248 m)
(P)	San Lorenzo del Escorial (1029 m)
(P)	Hoyo de Manzanares (1010 m)
(P)	Manzanares el Real (1000 m)
(P)	Boalo-El Chaparral (950 m)
(P)	Boalo (939 m)
(P)	Soto del Real (910 m)
(*)	Colmenar Viejo (879 m)
(T)	Villalba (870 m)
(P)	Guadalix (850 m)
(P)	Torredolones (843 m)

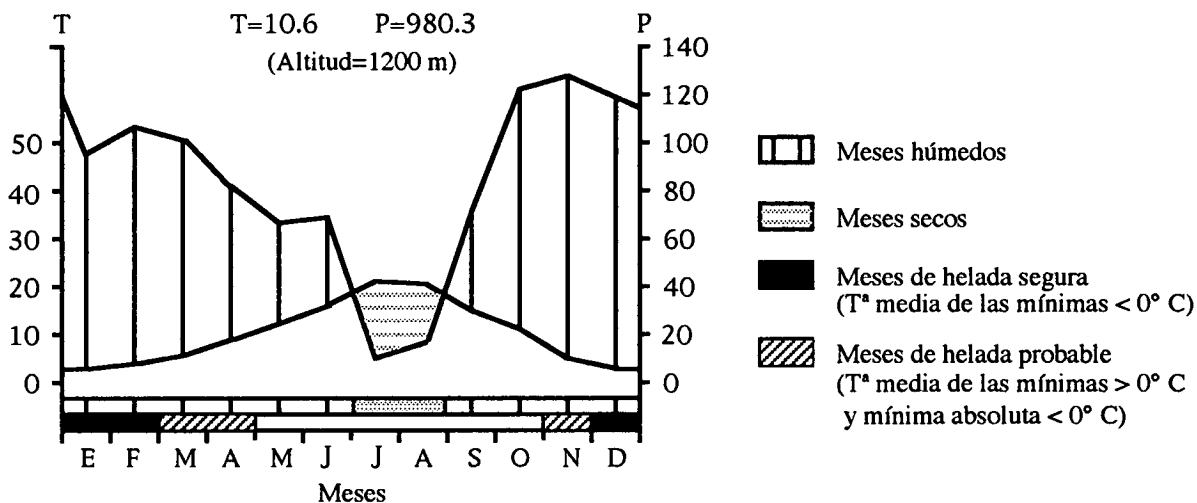


Fig. 12. Diagrama ombrotérmico de la zona de estudio.

Tab. 9. Algunas características físicas y químicas medidas en los suelos de las parcelas muestreadas.
CMRA = Capacidad máxima de retención de agua, CIC = Capacidad de intercambio catiónico.

CARACTERÍSTICA		VALOR	MÉTODO EMPLEADO
TEXTURA	% arena	70.5	Bouyoucos, 1962
	% limo	14.1	
	% arcilla	15.4	
	denominación	franco-arenosa	
CMRA	ml/g	0.2	García Trejo, 1981
pH	unidades de pH	6.5	McLean, 1982
CIC	cmol _c /kg	18.4	Jackson, 1958

3- FENOLOGÍA DE LOS ARBUSTOS

3.1- Introducción

La fenología estudia los fenómenos biológicos acomodados a ritmos periódicos, porque existe una relación recíproca entre los factores climáticos y las variaciones regulares de la vida de los organismos (Font Quer, 1965). Así, si un organismo necesita unas determinadas condiciones meteorológicas para iniciar o completar una fase de desarrollo, a través de la observación de ésta, se puede concluir que se han alcanzado una serie de valores climáticos (M.O.P.T., 1992). Por tanto, de la fenología se pueden sacar consecuencias relativas al clima y sobre todo al microclima, cuando ni uno ni otro se conocen debidamente (Font Quer, 1965). Las observaciones más interesantes en los vegetales, desde el punto de vista fisiológico, son la salida de flores y hojas, la maduración de frutos, la caída de hojas y la fecha de recolección de frutos. La fenología estudia, además de las fases de los vegetales, el comportamiento de algunos animales relacionados con la evolución del tiempo, como aves migratorias e insectos (M.O.P.T., 1992).

Los patrones fenológicos, adaptaciones a factores bióticos o abióticos presentes y pasados, se relacionan con factores ambientales como el clima y la topografía, y con factores endógenos como los rasgos adaptativos y las relaciones filogenéticas de las especies. Además, factores bióticos, como la competición por polinizadores y dispersadores de semillas, la predación de flores, frutos y semillas y los mecanismos de defensa frente a los herbívoros, también pueden influir en el comportamiento fenológico (Williams-Linera, 1997). Así, aunque los cambios fenológicos varíen entre temporadas y entre sitios en la misma temporada, los insectos comedores de semillas se sincronizan con el periodo de floración para poner sus huevos en los frutos verdes (Harman, 1999) y las abejas mieleras con la época de polinización (Parker, 1997).

Los ritmos anuales se reflejan en toda la comunidad, que cambia en el curso del año, con acontecimientos importantes, notablemente fijos y muy aparentes en relación al brote, desarrollo vegetativo, floración y fructificación de las plantas (Margalef, 1989). La fenología de una comunidad depende, no solo de la naturaleza de sus componentes y del dinamismo del medio, sino de la influencia recíproca entre sus componentes (Font Quer, 1965). En latitudes templadas, el invierno se caracteriza por el reposo de la vegetación, hibernación de algunos vertebrados, diapausa de muchos invertebrados y porque las aves migratorias se hallan en sus áreas de invernada; en primavera rebrota la vegetación y las aves migratorias retornan a sus territorios de cría; en verano suele observarse el despliegue máximo de vida, excepto en regiones secas donde una proporción grande de animales caen en letargo (estivación); en otoño llegan a estado adulto los insectos de metamorfosis lenta, principalmente ortópteros, las semillas, frutos y hongos posibilitan la vida activa de un gran número de especies y, hacia el final, va desapareciendo la vida de los estratos superiores de la vegetación para concentrarse en el suelo (Margalef, 1989).

La fenología en bosques templados de hoja caduca se relaciona principalmente con los cambios estacionales de temperatura y fotoperiodo, aunque generalmente existen variaciones

estacionales y anuales pronunciadas. Así, el fotoperiodo y las temperaturas en los meses previos y durante el periodo de emergencia pueden interaccionar y tener efectos complejos sobre el tiempo de salida de los brotes, de tal manera que la salida de las hojas en primavera puede diferir varias semanas entre diferentes especies arbóreas y un mismo árbol puede producir hojas a tasas bastante diferentes durante la estación de crecimiento (Williams-Linera, 1997). Igualmente, la caída anual de hojarasca es un proceso dinámico en cambio continuo, donde las diferencias anuales y estacionales están causadas por fluctuaciones climáticas y cambios en la composición vegetativa y fenología (Lousier & Parkinson, 1976). Los ecosistemas mediterráneos, aunque su desfronde se caracteriza por ser un flujo continuo a lo largo del año, presentan una estacionalidad muy marcada por la existencia de pulsos de máxima caída que suelen producirse bien inmediatamente antes de la sequía estival o durante ella (Moro, 1992).

Los únicos patrones fijos en bosques templados son: a) los árboles de hoja caduca pierden sus hojas en la estación fría, entre octubre y febrero, cuando las temperaturas bajas y las longitudes cortas del día excluyen una fotosíntesis neta positiva, mientras que los de hoja perenne, las tiran durante todo el año; b) la salida de hojas en los árboles caducifolios suele ocurrir entre el final de la estación fría y comienzo de la caliente, entre febrero y abril, mientras que los perennifolios, las producen durante todo el año; c) la floración, determinada en gran parte por la temperatura, se concentra principalmente entre el final de la estación fría y en la estación caliente, febrero-mayo, aunque puede extenderse a todo el año; d) la fructificación ocurre durante la estación seca-caliente o húmeda-caliente, entre abril y noviembre (Williams-Linera, 1997).

La fijación de nitrógeno de las plantas con simbiosis nodulares está relacionada también con los cambios fenológicos. En algunos casos, como en *Alnus glutinosa* es nula cuando los árboles no tienen hojas y va aumentando a medida que se desarrollan las hojas (Bermúdez de Castro & Schmitz, 1981, Pérez Hernández, 1996). En otros casos como *Eleagnus angustifolia* (Bermúdez de Castro *et al.*, 1990b) y *Adenocarpus decorticans* (Moro *et al.*, 1992), aunque no se llegue a valores nulos de fijación de nitrógeno, las fluctuaciones anuales de reducción de acetileno reflejan, en cierto modo, los ritmos fenológicos. También se ha observado como la fijación de nitrógeno disminuye cuando las leguminosas florecen o fructifican (Sprent, 1979).

3.2- Materiales y métodos

Las observaciones fenológicas se realizaron mensualmente, entre marzo de 1994 y febrero de 1998. A partir de la información obtenida observando el estado fisiológico de cada una de las 6 especies de arbustos, a lo largo del año, en sus diferentes fases de desarrollo y de la información relativa a la caída mensual de las distintas fracciones de la hojarasca, se establecieron las épocas del año en que tenían lugar la salida y caída de tallos, hojas, flores y frutos de los 6 arbustos y se relacionaron con las condiciones climatológicas.

3.3- Resultados y discusión

Los resultados obtenidos de la observación de la salida y caída de tallos, hojas, flores y frutos de los 6 arbustos se resumen en la Fig. 13 (pág. 45). Una descripción más detallada aparece en el Apéndice 6 (pág. 234). La fenología de los 6 arbustos se resume como sigue:

Cytisus purgans

Tallos: Brotan durante todo el año y tienen su salida máxima en marzo-abril. Caen durante todo el año, sin una tendencia clara a disminuir hasta su desfronde mínimo en octubre-abril, ni a aumentar hasta su desfronde máximo en junio-septiembre.

Hojas: Aparecen en marzo-abril y tienen su salida máxima en abril-mayo; en 1996 salieron hasta junio. Comienzan a caer en abril-mayo y tienen su desfronde máximo en mayo-julio; en 1996 quedaron en el arbusto hasta octubre.

Flores: Ecllosionan en marzo-abril y tienen su salida máxima en abril-mayo; en 1996 florecieron hasta junio. La caída empieza en abril-mayo y tienen su desfronde máximo en mayo-junio; en 1994 y 1996 permanecieron en el arbusto hasta septiembre.

Frutos: Las legumbres surgen en abril-mayo y tienen su máxima salida en mayo-junio; en 1994 y 1996 brotaron hasta junio. Empiezan a caer en abril-junio y tienen su desfronde máximo en junio-julio; en 1995 duraron en el arbusto hasta abril del año siguiente.

Cytisus scoparius

Tallos: Brotan durante todo el año y tienen su salida máxima en marzo-abril. Caen durante todo el año, sin una tendencia clara a disminuir hasta su desfronde mínimo en agosto-abril ni a aumentar hasta su desfronde máximo en septiembre-febrero.

Hojas: Aparecen en marzo-abril y tienen su salida máxima en mayo; en 1997 llegaron a brotar hasta julio. Comienzan a caer en abril-mayo y tienen su desfronde máximo en julio-agosto; en 1994 aguantaron en el arbusto hasta diciembre.

Flores: Ecllosionan en abril-mayo y tienen su salida máxima en abril-mayo; en 1994 y 1996 salieron hasta junio. La caída empieza en abril-mayo y tienen su desfronde máximo en mayo-junio; en 1994 permanecieron en el arbusto hasta octubre.

Frutos: Las legumbres surgen en abril-mayo y tienen su aparición máxima en mayo-junio; en 1996 y 1997 llegaron a surgir hasta julio. Comienzan a caer en abril-junio, tienen su desfronde máximo en julio-agosto; en 1994 y 1995 quedaron en el arbusto hasta marzo del año siguiente.

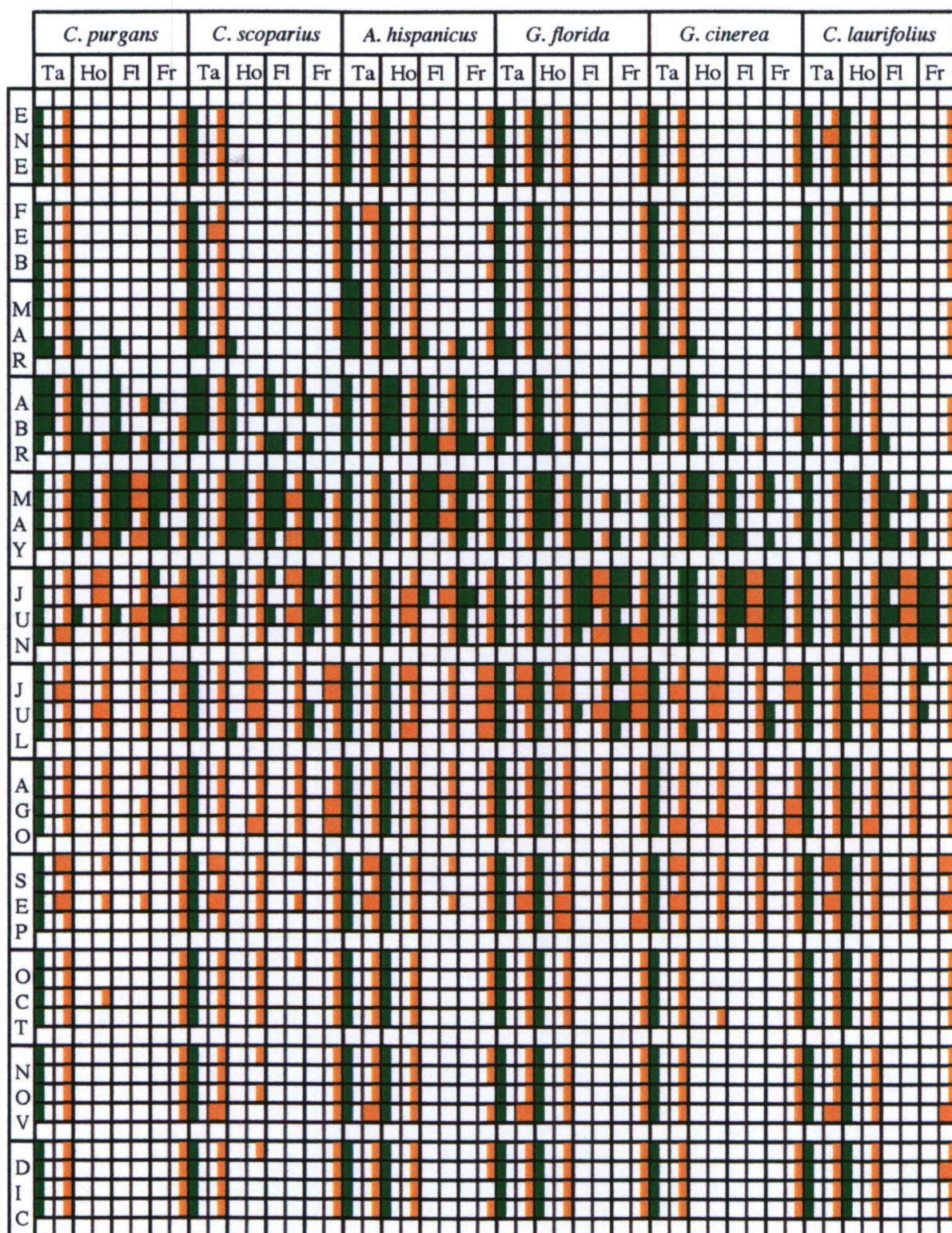


Fig. 13. Fenología de los 6 arbustos entre el mes de marzo de 1994 y el mes de febrero de 1998.

Adenocarpus hispanicus

Tallos: Brotan durante todo el año y tienen su aparición máxima en marzo. Caen durante todo el año, sin una tendencia clara a disminuir hasta su desfronde mínimo en octubre-marzo ni a aumentar hasta su desfronde máximo en septiembre-febrero.

Hojas: Surgen durante todo el año y tienen su salida máxima en marzo-abril. Caen durante todo el año con una tendencia a disminuir suavemente hasta su desfronde mínimo en noviembre-marzo, para luego volver a aumentar de una forma algo más brusca hasta su desfronde máximo en junio-julio.

Flores: Ecllosionan en marzo-abril y tienen su aparición máxima en abril-mayo; en 1995 florecieron hasta junio. La caída comienza en marzo-abril y tienen su desfronde máximo en abril-junio; en 1994 y 1996 duraron en el arbusto hasta septiembre.

Frutos: Las legumbres surgen en marzo-abril y tienen su salida máxima en abril-junio; en los 4 años brotaron hasta junio. Comienzan a caer en marzo-mayo y tienen su desfronde máximo en julio; en 1995 permanecieron en el arbusto hasta marzo del año siguiente.

Genista florida

Tallos: Brotan durante todo el año y tienen su aparición máxima en marzo-abril. Caen durante todo el año con una tendencia suave a disminuir hasta su desfronde mínimo en febrero-abril para luego volver a aumentar hasta su desfronde máximo en julio-noviembre.

Hojas: Surgen durante todo el año y tienen su salida máxima en abril-mayo. Caen durante todo el año con una tendencia a disminuir suavemente hasta su desfronde mínimo en marzo-abril, para luego volver a aumentar de una forma algo más brusca hasta su desfronde máximo en julio-septiembre.

Flores: Ecllosionan en abril-mayo y tienen su aparición máxima en mayo-junio; en 1996 surgieron hasta julio. Empiezan a caer en mayo-junio y tienen su desfronde máximo en junio-julio; en 1994, 1995 y 1996 permanecieron en el arbusto hasta septiembre.

Frutos: Las legumbres surgen en mayo-junio y tienen su salida máxima en junio-julio; en 1994, 1996 y 1997 salieron hasta julio. La caída empieza en mayo-junio y tienen su desfronde máximo en julio-septiembre; en 1994, 1995 y 1996 quedaron en el arbusto hasta abril del año siguiente.

Genista cinerea

Tallos: Brotan durante todo el año y tienen su aparición máxima en marzo-abril. Caen durante todo el año con una tendencia suave a disminuir hasta su desfronde mínimo en enero-mayo, para luego volver a aumentar hasta su desfronde máximo en julio-septiembre.

Hojas: Aparecen en marzo-abril y tienen su salida máxima en mayo; en 1997 salieron hasta julio. Comienzan a caer en abril-junio y tienen su desfronde máximo en julio-agosto; en

1997 duraron en el arbusto hasta octubre.

Flores: Eclosionan en abril-mayo y tienen su eclosión máxima en mayo-junio; en los 4 años surgieron hasta junio. Comienzan a caer en abril-junio y tienen su desfronde máximo en junio; en los 4 años llegaron a permanecer en el arbusto hasta septiembre.

Frutos: Las legumbres surgen en mayo-junio y tienen su salida máxima en junio; en 1996 y 1997 brotaron hasta julio. La caída comienza en mayo-junio y tienen su desfronde máximo en julio-agosto; en 1995 duraron en el arbusto hasta mayo del año siguiente.

Cistus laurifolius

Tallos: Brotan durante todo el año y tienen su salida máxima en marzo-abril. Caen durante todo el año, sin una tendencia clara a disminuir hasta su desfronde mínimo en febrero-junio, ni a aumentar hasta su desfronde máximo en septiembre-enero.

Hojas: Surgen durante todo el año y tienen su eclosión máxima en abril-mayo. Caen durante todo el año con una tendencia a ir en disminución suave hasta su desfronde mínimo en marzo-abril, para aumentar de una forma algo más brusca hasta su desfronde máximo en julio-agosto.

Flores: Eclosionan en abril-mayo y tienen su aparición máxima en mayo-junio; en los 4 años florecieron hasta junio. Comienzan a caer en mayo-junio y tienen su desfronde máximo en junio; en los 4 años permanecieron en el arbusto hasta septiembre.

Frutos: Las cápsulas surgen en mayo-junio y tienen su salida máxima en junio; en 1994 y 1996 lograron salir hasta julio. Comienzan a caer en mayo-junio y tienen su desfronde máximo en septiembre-diciembre; en 1994 y 1995 duraron en el arbusto hasta mayo del año siguiente.

En general, se observa una similitud en la fenología de los 6 arbustos. Así, al relacionar los datos de temperatura y precipitación del diagrama climático de la zona (Fig. 12, pág. 41) con los resultados de la salida y caída máximas de tallos, hojas, flores y frutos de los 6 arbustos se pueden hacer las observaciones siguientes:

1)- La salida máxima de tallos, hojas, flores y frutos de todos los arbustos ocurre en primavera, cuando suben las temperaturas y bajan las precipitaciones después del invierno. Los tallos brotan en marzo-abril, las hojas en marzo-mayo, las flores en abril-junio y los frutos en abril-julio.

2)- La caída máxima de tallos, hojas, flores y frutos de todos los arbustos, aunque ocurre después de que se han cumplido las funciones vegetativas y reproductivas, también está influida por el clima. Así:

- Los tallos caen de forma natural en el verano (junio-septiembre), pero además están sujetos a las tormentas del final del verano (septiembre) y a los fríos del invierno (noviembre-febrero).

- Las hojas caen en la época de temperaturas altas y precipitaciones bajas (mayo-septiembre).
- Prácticamente todas las flores ya han caído en la época de temperatura máxima y precipitación mínima (julio).
- La mayor parte de los frutos cae generalmente en la época de temperaturas altas y precipitaciones bajas (junio-septiembre) y los que permanecen en las plantas caen con las tormentas del final del verano (septiembre) y los fríos del invierno (diciembre).

Se ha observado que, de un año a otro, varía la época de salida y caída de tallos, hojas, flores y frutos de cada uno de los 6 arbustos, lo que se puede atribuir principalmente a las fluctuaciones climatológicas. Así:

- En el año 1995 se produjo un adelanto de 15 días en la llegada de la primavera que coincidió con un adelanto de 15 días en la aparición de hojas, tallos, flores y frutos de los 6 arbustos. La cantidad escasa de lluvia caída el invierno anterior, sumado al hecho de que se produjeron bajadas fuertes de temperatura en marzo-abril, frenó la floración y redujo las flores fecundadas, sobre todo, de *C. purgans* y *A. hispanicus*, que son los primeros en florecer. Estas heladas mataron a las flores y también a muchos insectos polinizadores, lo que se tradujo en una producción menor de frutos en estos 2 arbustos con respecto a los otros años.

- En el año 1997 se produjo un adelanto de 1 mes en la llegada de la primavera que coincidió con un adelanto de 1 mes en la salida de hojas, tallos, flores y frutos, y con una prolongación de la presencia de tallos, hojas, flores y frutos en cada uno de los 6 arbustos, con respecto a los otros años. La gran cantidad de lluvia caída el invierno anterior y las temperaturas suaves durante el periodo de floración, pudieron contribuir al incremento del número de flores fecundadas, posiblemente por haber más insectos polinizadores. Este hecho ocasionó periodos de floración y fructificación en los 6 arbustos, más largos que los de otros años.

- Los fenómenos meteorológicos tormentosos ocurridos en septiembre de 1994, febrero de 1996, septiembre de 1996 y noviembre de 1997 causaron un aumento, puntual y fuera de la época normal, en la caída de hojarasca de los 6 arbustos, sobre todo de fragmentos secos de tallos y frutos, aunque también de algún fragmento verde de tallos y hojas.

Las diferencias interanuales, interespecíficas e intraespecíficas encontradas en las épocas de salida y caída de tallos, hojas, flores y frutos son comunes en estos estudios, debido a la variación del clima y del estado hídrico de las plantas (Williams-Linera, 1997, Williams *et al.*, 1997). Además, en los ecosistemas mediterráneos suele aparecer un patrón bimodal a lo largo del año, con un pulso de desfronde en el estío que corresponde a la caída fenológica y otro invernal, cuando existe, debido a factores externos y que generalmente es menor que el estival (Moro, 1992).

La fenología de los 6 arbustos coincide con la que presentan la mayoría de los bosques templados caducifolios (Williams-Linera, 1997). Los tallos y hojas brotaron en el mismo periodo de tiempo que indican, entre otros, Gallego *et al.* (1994) para robledales mediterráneos del Oeste de España y los arbustos florecieron y fructificaron según los modelos que Bossard & Rejmanek (1994) y González Andrés & Ortiz (1997) establecen para matorrales de *Cytisus*. El desfronde foliar sigue las pautas de *Adenocarpus decorticans* y *Cistus laurifolius* en el Sureste de España (Moro *et al.*, 1994), de alcornoques en el Noreste de España (Caritat *et al.*, 1994), de encinares del Oeste de España (Martín *et al.*, 1994) y de una sabana tropical húmeda-seca del Norte de Australia (Williams *et al.*, 1997), donde el pico de desfronde, tanto para especies leñosas de hoja caduca como perennes, ocurre en la estación seca, entre mayo y septiembre. La caída máxima de flores coincide con la encontrada por Martín *et al.* (1994) en los encinares citados y por Núñez Olivenza *et al.* (1993) en un jaral del Suroeste de España.

4- NODULACIÓN DE LAS LEGUMINOSAS

4.1- Introducción

Los rizobios invaden la raíces de las leguminosas dando lugar a la formación de órganos específicos, los nódulos, dentro de los cuales aquellos fijan nitrógeno por medio de la enzima nitrogenasa (Burns & Hardy, 1975, Sprent, 1979, Soberón, 1988, Hervas & Luch, 1991, Buendía-Clavería *et al.*, 1991, De Troch & Vanderleyden, 1996). Los nódulos proporcionan un ambiente favorable a los rizobios, ya que poseen una estructura interna adecuada para suministrar fotosintatos, transportar los productos de la fijación a las distintas partes aéreas de la planta, proteger al rizobio de la competencia de otros microorganismos y lograr el funcionamiento adecuado de la nitrogenasa (F.A.O., 1995).

Como el oxígeno inactiva la nitrogenasa, los nódulos contienen sustancias especiales que suministran oxígeno para la respiración nodular y lo difunden, a presiones parciales muy bajas, al interior de los nódulos, lo que permite el desarrollo normal de los procesos metabólicos sin desactivar la nitrogenasa. Estas sustancias transportadoras de oxígeno (leghemoglobinas) tienen una estructura muy similar a la de la hemoglobina de la sangre de los vertebrados y confieren a los nódulos su color rosado o rojo (Dommergues *et al.*, 1985). La leghemoglobina, sintetizada una parte por el rizobio (hemo) y otra por la planta (globina), se localiza principalmente en el citoplasma, pero también sobre y en el interior de las envolturas de membrana y en el núcleo de las células infectadas (Robertson *et al.*, 1984, Vivo *et al.*, 1988, De Felipe *et al.*, 1991). Además, siempre que existe actividad fijadora de nitrógeno, hay leghemoglobina (Burns & Hardy, 1975, Sprent, 1979, De Felipe *et al.*, 1991).

Por su necesidad de oxígeno para la respiración, los nódulos se forman normalmente en las raíces superficiales, en la parte aireada del suelo, con un sistema de intercambio gaseoso eficiente por aberturas o lenticelas (Sprent, 1979). Sin embargo, se han encontrado nódulos fijadores de nitrógeno a 7 m de profundidad en *Prosopis glandulosa* (Canadell *et al.*, 1996).

Los nódulos, por su morfología externa, pueden ser: globosos (simples o dobles), elongados, bifurcados, palmeados, coraloides y en racimos. Con el tiempo, las formas globosas se transforman en elongadas (Allen & Allen, 1981).

El tiempo de persistencia del meristemo nodular depende del contenido de citoquininas. Así, aunque algunos nódulos persistan varias estaciones y otros solo unas semanas, llega un momento en que las células infectadas degeneran y se vuelven de color castaño verdosas. Cuando empieza la senescencia nodular, las vesículas se rompen y los contenidos celulares degeneran, lo que da lugar a la descomposición de la leghemoglobina en pigmentos biliares (Sprent, 1979).

La ausencia en el suelo de cepas de rizobios específicas no es el único factor que restringe la infección, ya que a los factores propios de la simbiosis se unen aquellos que condicionan de forma general la productividad vegetal, como son la temperatura, precipitación, naturaleza del suelo o parásitos (Dommergues *et al.*, 1985). En general, las leguminosas requieren mucha luz y no se adaptan a condiciones extremas del suelo. Éste debe estar bien aireado y tener concentraciones adecuadas de macronutrientes y oligoelementos, cantidades

pequeñas de nitrógeno combinado, suficientes cepas de rizobios específicas y efectivas y unas condiciones favorables para el desarrollo de la planta. También es necesario un suministro adecuado de fotosintatos al nódulo y un transporte eficiente de productos desde los nódulos a todas las partes de la planta (Sprent, 1979). En concreto, además de los factores bióticos que dependen de la planta y del rizobio, como los implicados en los mecanismos de reconocimiento, infección y división celular, la nodulación está afectada por factores físicos y químicos del suelo, como la temperatura, humedad, pH, nutrientes y salinidad.

La infección y desarrollo de los nódulos tiene lugar, normalmente, en un intervalo de temperaturas de 7 a 33 °C, con un óptimo alrededor de 30 °C (Burns & Hardy, 1975, Parker *et al.*, 1977). La temperatura mínima más común para las especies tropicales y subtropicales es de 15-18 °C, mientras que la máxima es 35-40 °C (Parker *et al.*, 1977, Gibson, 1977). Sin embargo, hay bastantes casos en que plantas nodulan a temperaturas que están fuera de esos límites. Entre ellas citaremos a *Cytisus scoparius* que nodula a una temperatura del suelo de 5 °C (Wheeler *et al.*, 1979) y ciertas alubias de Nigeria, que lo hacen a 45 °C (Sprent, 1979).

La falta de agua inhibe el crecimiento de la raíz y pelos radicales y, por lo tanto, la infección y nodulación. Asimismo, un potencial hídrico bajo en los nódulos reduce la respiración nodular. Por otro lado, aunque algunas leguminosas, como *Neptunia*, toleran la inundación, la mayoría, no. Así, los nódulos desarrollados en suelos inundados muestran una producción de células vasculares deprimida y una actividad fijadora marcadamente reducida, efectos más severos que los debidos a la deficiencia de agua (Sprent, 1979). Además, el exceso de humedad bloquea los espacios intercelulares, especialmente en el córtex, lo que restringe la difusión de oxígeno a los bacteroides (Gibson, 1977).

Aunque el pH óptimo para que se de la nodulación es de 6-7, en algunos casos ocurre a pH inferior a 4 (Hervas & Luch, 1991). Las plantas tropicales, en general, toleran mejor la acidez, pero el número de nódulos formados baja rápidamente cuando el pH cae por debajo de 4.7, debido a la depresión del crecimiento del rizobio en el suelo (Sprent, 1979).

Varios elementos son necesarios en el proceso de simbiosis: cobalto para hacer efectiva la infección, boro y cobre para estimular la formación de los nódulos, calcio en las etapas iniciales de la nodulación, molibdeno y hierro para sintetizar la nitrogenasa y la leghemoglobina, y potasio para asegurar la actividad nodular y mejorar los suministros de carbohidratos (Burns & Hardy, 1975, Mulder *et al.*, 1977, Munns, 1977, Sprent, 1979). La nodulación requiere que el suelo tenga niveles adecuados de fósforo, sulfato, potasio, magnesio y azufre, ya que su escasez limita el crecimiento de la leguminosa (Munns, 1977, Mulder *et al.*, 1977, Sprent, 1979). La presencia en el suelo de NO_3^- es uno de los factores más importantes que inhibe la nodulación (Munns, 1977, Burns & Hardy, 1975), aunque, en algunos casos, pequeñas cantidades la estimulen (Sprent, 1979). Las leguminosas noduladas prefieren el NO_3^- al nitrógeno fijado simbióticamente, ya que la asimilación de aquel tiene una ventaja competitiva considerable por su distribución amplia, versatilidad y disponibilidad, sobre todo cuando se asimila en las hojas (Gibson, 1977). El efecto inhibitor del NO_3^- se puede dar en las etapas de infección y crecimiento del nódulo. Así, el bloqueo de la infección se produce por la

inhibición de la síntesis de lectinas y formación del canal infectivo o de la curvatura del pelo absorbente (Sprent, 1979). Igualmente, el NO_3^- inhibe la actividad nitrogenasa, disminuye el contenido de leghemoglobina, provoca la senescencia precoz del nódulo y reduce el transporte de fotosintatos a los nódulos al desviarlos hacia la reducción de NO_3^- (Munns, 1977, Sprent, 1979).

Las concentraciones altas y bajas de solutos afectan la actividad nodular. Así, las concentraciones de cloruro sódico y calcio crecientes disminuyen la nodulación, sobre todo en suelos con tasas de evaporación altas, debido al ascenso por capilaridad de la solución hasta la superficie, que deja niveles tóxicos de sales sobre raíces y nódulos (Sprent, 1979). Además, la salinidad alta de los suelos, tiende a coincidir con sodio, pH, bicarbonato y borato altos (Munns, 1977). Soluciones de 0.1% de Na_2CO_3 y NaHCO_3 , con valores de pH de 10.5 y 8.0 respectivamente, reducen el número de nódulos formados, debido al efecto combinado de la salinidad y el pH (Sprent, 1979).

4.2- Materiales y métodos

La recogida de muestras de nódulos para el análisis de su forma y tamaño se efectuó en mayo de 1994, en las raíces de varios arbustos jóvenes de cada una de las 5 especies de leguminosas. Una vez localizados, los nódulos se escindieron de la raíz y se guardaron en bolsas de plástico para su traslado al laboratorio donde se almacenaron en viales de cristal rellenos de etanol (Fig. 14, pág. 53).

4.3- Resultados y discusión

En la Fig. 15 (pág. 53) se muestran la forma y tamaño de los nódulos de las 5 leguminosas arbustivas sobre papel milimetrado. Las dimensiones de los nódulos recogidos aparecen en la Tab. 10 (pág. 53).

Las denominaciones de las formas (globosa, elongada, bifurcada y palmeada) están de acuerdo con Allen & Allen (1981). Las longitudes oscilaron entre 1-3 mm para las formas globosas, entre 2-7 mm para las elongadas y bifurcadas y entre 7-14 mm para las palmeadas.

Los nódulos se encontraron solitarios o en grupos pequeños lobulados, principalmente en las raíces laterales superficiales, apareciendo casi siempre uno por raíz. Apenas se hallaron nódulos necrosados por ser especímenes jóvenes y porque las fechas de observación coincidieron con un periodo fenológico propicio para el desarrollo nodular. No se estudió la nodulación en individuos grandes porque, en una prospección previa, se observó que o no tenían nódulos o era difícil encontrarlos, debido a sus raíces más grandes y nodulación más pobre (Allen & Allen, 1981, Moro *et al.*, 1992). Hay que señalar que, las características del suelo (Tab. 9, pág. 41) son adecuadas para la nodulación, ya que su pH de 6.5 está dentro del intervalo óptimo (Hervas & Luch, 1991) y su contenido en materia orgánica y textura franco-arenosa proporcionan los nutrientes, retención de agua y aireación necesarias (Sprent, 1979).



Fig. 14. Viales con los nódulos.

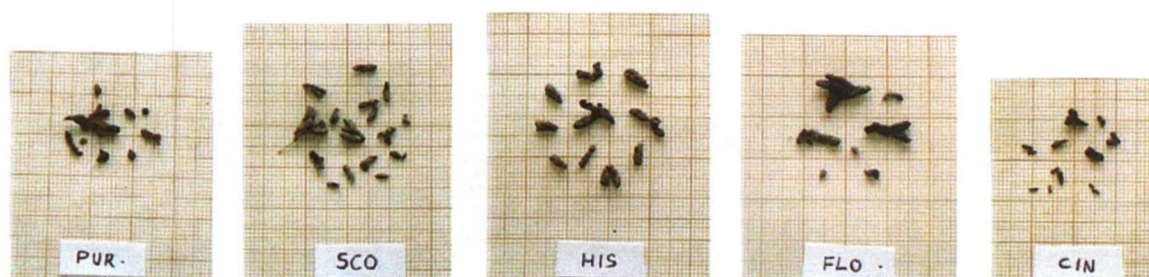






Fig. 15. Nódulos de las leguminosas.

PUR = *Cytisus purgans*, SCO = *Cytisus scoparius*, HIS = *Adenocarpus hispanicus*,
FLO = *Genista florida*, CIN = *Genista cinerea*.

Tab. 10. Formas y tamaños (mm) de los nódulos.

				
	Globosa	Elongada	Bifurcada	Palmeada
<i>Cytisus purgans</i>	1-3	3-6 x 1-2		14 x 1-2
<i>Cytisus scoparius</i>		3-6 x 1-2	5-6 x 1-2	7-10 x 1-3
<i>Adenocarpus hispanicus</i>		5-7 x 1-2	6-7 x 2	10 x 1-2
<i>Genista florida</i>	1-2	4-7 x 1-2		11-13 x 1-3
<i>Genista cinerea</i>		2-3 x 0.5-2	2-3 x 0.5-1	6 x 1-2

Estas observaciones coinciden con la formas elongadas cilíndricamente que indica Lechtova-Trnka (1931) para *C. purgans*, *C. scoparius* y *G. florida* y los nódulos sencillos y multilobulados que señalan Wheeler et al. (1979) en *C. scoparius*, aunque nosotros hemos encontrado más formas. También coinciden con Wheeler et al. (1979) en la ubicación sobre raíces frágiles y la nodulación pobre comparada con la de leguminosas agrícolas anuales.

Creemos que son primeras citas de la nodulación de *A. hispanicus* y *G. cinerea*, ya que hasta la fecha no encontramos información bibliográfica al respecto.

A la vista del tamaño y número de los nódulos recogidos de los 5 arbustos se puede decir que la nodulación sigue el orden de mayor a menor: *C. scoparius*, *A. hispanicus*, *G. florida*, *C. purgans* y *G. cinerea*.

Existen nódulos en otras especies de los géneros estudiados. Así, en *Cytisus* los hay en: *C. albus*, *C. austriacus*, *C. borysthenticus*, *C. capitatus*, *C. decumbens*, *C. elongatus*, *C. fragrans*, *C. hillebrandtii*, *C. hirsutus*, *C. laburnum*, *C. nigricans*, *C. proliferus*, *C. purpureus*, *C. ramosissimus*, *C. ruthenicus*, *C. sagittalis*, *C. sessilifolius*, *C. supinus*, *C. virescens* (Allen & Allen, 1981) y *C. arboreus* (Addelmoumen et al., 1999). En *Genista* los tienen: *G. anglica*, *G. germanica*, *G. monosperma*, *G. pilosa*, *G. praecox*, *G. radiata*, *G. sagittalis*, *G. sibirica*, *G. spachiana*, *G. supina*, *G. supranubia*, *G. tinctoria* (Allen & Allen, 1981), *G. monspessulana*, *G. linifolia* (Gonzalez Andrés & Ortiz, 1998 y 1999) y *G. hispanica* (Allen & Allen, 1981, Aronson et al., 1992). En *Adenocarpus* los hay en: *A. complicatus* (Allen & Allen, 1981), *A. foliolosus* (Allen & Allen, 1981, Santamaría et al., 1998) y *A. decorticans* (Allen & Allen, 1981, Moro et al., 1992, Addelmoumen et al., 1999).

Aunque no se hicieron análisis químicos, al seccionar los nódulos se observó el color rosáceo típico que confiere la leghemoglobina, por lo que se supone que fijan nitrógeno (Burns & Hardy, 1975, Sprent, 1979, De Felipe et al., 1991).

Con respecto a la fijación de nitrógeno, hay datos publicados sobre *C. purgans* (Bardin et al., 1977), *C. scoparius* (Wheeler et al., 1979 y 1987, Helgersen et al., 1984), *A. decorticans* (Moro et al., 1992) y *G. hispanica* (Aronson et al., 1992).

Con la información disponible de *Cytisus*, *Genista* y *Adenocarpus* sobre nodulación y fijación de nitrógeno (Bardin et al., 1977, Wheeler et al., 1979 y 1987, Helgersen et al., 1984, Aronson et al., 1992, Moro et al., 1992) y recuperación de suelos degradados (Bonilla, 1990, Vilariño, 1990, Aronson et al., 1992, Wilson, 1994, Fernández Bayón, 1995, González Andrés & Ortiz, 1997 y 1999, Molinillo et al., 1997, Peterson & Prasad, 1998, Diquelou & Roze, 1999, Fogarty & Facelli, 1999), se puede decir que, aunque la nodulación y fijación de nitrógeno de estos arbustos es pobre en comparación con las leguminosas cultivadas tradicionalmente, contribuyen eficazmente a la rehabilitación y fertilidad de los suelos.

**5- DESTRONDE
Y DESCOMPOSICIÓN DE LA
HOJARASCA**

5.1- Introducción

Desfronde

El desfronde, distintas fracciones de la biomasa vegetal (tallos, hojas, flores y frutos) que caen al suelo (Escarré *et al.*, 1984), constituye la entrada principal de nutrientes al medio edáfico, sobre todo calcio, nitrógeno, potasio, magnesio y fósforo, por este orden, en la mayoría de los ecosistemas (Cole & Rapp, 1981). Sus aportaciones son esenciales en los ambientes mediterráneos, en los que la producción está limitada a menudo por la escasez de nutrientes (Escarré *et al.*, 1984).

La acumulación de materia orgánica sobre el suelo originada por el desfronde representa un almacén de energía y nutrientes, un hábitat diverso para organismos heterótrofos muy diferentes y un sustrato para las plantas, sobre todo en bosques (Lousier & Parkinson, 1976, Höfer *et al.*, 1996), que se puede tomar como índice de la productividad de los ecosistemas, ya que una fracción sustancial (1/3-1/2 o más) del carbono fijado anualmente en los bosques vuelve al suelo como hojarasca, mayoritariamente hojas (Olson, 1963).

La caída anual de hojarasca y nutrientes debe considerarse como un proceso dinámico en cambio continuo, donde las diferencias anuales y estacionales, causadas por fluctuaciones climáticas y cambios en la composición vegetal y fenología, afectan a los procesos de descomposición, mineralización e inmovilización (Lousier & Parkinson, 1976).

En climas mediterráneos el desfronde presenta una estacionalidad muy marcada que sigue una pauta bimodal a lo largo del año, con un pulso de desfronde en el estío que corresponde a la caída fenológica y otro invernal, cuando existe, debido a factores externos como nevadas, heladas y fuertes vientos, y que generalmente es menor que el del verano. Las fases de caída máxima suelen producirse bien justo antes de la sequía estival o durante ella. En esta época del año, las precipitaciones son mínimas y, por lo tanto, el lavado de la materia orgánica y de los nutrientes asociados que retornan al suelo es menor, pudiendo aumentar de forma esporádica cuando se producen tormentas. A su vez, inmediatamente antes de la abscisión máxima, es frecuente la retraslocación de nutrientes, nitrógeno y fósforo sobre todo. Todo ello conduce a minimizar la pérdida de nutrientes, bien por reducción del lixiviado, bien por reutilización, que determina la composición final de la hojarasca, que servirá de sustrato a los organismos descomponedores (Moro, 1992).

En una misma región forestal, los bosques caducifolios tienen mayor tasa de desfronde y nutrientes que los de coníferas, debido a la productividad más alta y al tiempo de retención menor de su follaje. Sin embargo, los bosques de coníferas boreales, con tasa de desfronde mínima, tienen la acumulación máxima de hojarasca en el suelo, seguidos por los de coníferas templados, caducifolios boreales, caducifolios templados y mediterráneos (Cole & Rapp, 1981). En la Tab. 11 (pág. 56) se recogen las cantidades de hojarasca total del desfronde de bosques y matorrales de algunas regiones del mundo.

Tab. 11. Hojarasca total anual del desfronde de bosques y matorrales de algunas regiones del mundo. Datos de Lousier & Parkinson (1976), Cole & Rapp (1981), Baraqueta & Basagoiti (1988), Aranda et al. (1990), Alvera (1990), Moro (1992) y Gil et al. (1999).

Zona	Especie	Cantidad anual (g/m ² peso seco)
Boreal	Coníferas	32
Templada	Caducifolios	264
	Coníferas	438
Mediterránea	Caducifolios	540
	Bosque mediterráneo	384
U.S.A.	<i>Alnus rubra</i>	449-990
	<i>Alnus crispa</i> spp.- <i>Salix</i> spp.	226-295
	<i>Populus balsamifera</i> ssp. <i>trichocarpa</i>	239-345
	<i>Alnus incana</i>	163-214
	<i>Acer saccharum</i> - <i>Fagus grandifolia</i> - <i>Betula allegheniensis</i>	570
California	<i>Adenostoma</i>	87
	<i>Garrya</i> spp.	322
	<i>Arctostaphylos</i> spp.	384
	<i>Artemisa</i> spp., <i>Salvia</i> spp.	194
Antigua U.R.S.S.	<i>Populus</i> spp.	460-600
	<i>Populus tremula</i>	390-490
Canadá	<i>Acer saccharum</i> - <i>Quercus</i> spp.	430
	<i>Alnus rugosa</i>	550
Australia	Brezal mediterráneo	154
	<i>Banksia</i> spp.	490
Líbano	<i>Pinus brutia</i>	340
	<i>Pinus pinnea</i>	400
Hungría	<i>Populus alba</i>	350-460
	<i>Populus nigra</i>	400
	<i>Alnus glutinosa</i>	330
Inglaterra	<i>Quercus petrea</i>	386
	<i>Fagus sylvatica</i> - <i>Castanea sativa</i>	425
	<i>Alnus glutinosa</i> - <i>Betula pendula</i>	263-273
	<i>Quercus petrea</i> - <i>Quercus robur</i> - <i>Fraxinus excelsior</i>	513
	<i>Betula</i> spp.	150-180
	<i>Fagus sylvatica</i>	240-570
	<i>Quercus robur</i>	528
	<i>Populus tremula</i>	394
Sur de Francia	<i>Quercus coccifera</i>	230
	<i>Pinus halepensis</i>	410
	<i>Quercus ilex</i>	390-470
Sicilia	<i>Pinus nigra</i>	280
España		
Extremadura	<i>Cistus ladanifer</i>	280
	<i>Pistacia lentiscus</i> - <i>Myrtus communis</i>	350
Andalucía	<i>Cystus libanotis</i>	71
	<i>Erica scoparia</i>	280
Almería	<i>Adenocarpus decorticans</i>	93
	<i>Cistus laurifolius</i>	48
	<i>Pinus pinaster</i>	204
	<i>Pinus nigra</i>	114
Cataluña	<i>Abies</i>	340
	<i>Quercus ilex</i>	530
Alicante	<i>Quercus ilex</i>	390
Huesca	<i>Pinus sylvestris</i>	480-529
Salamanca	<i>Quercus pyrenaica</i>	860
	<i>Pinus sylvestris</i>	710
	<i>Quercus rotundifolia</i>	610
Guadalajara	<i>Populus nigra</i> - <i>Scirpus holoschaenus</i> - <i>Castanea sativa</i> - <i>Ailanthus altissima</i> - <i>Rubus ulmifolius</i> - <i>Salix purpurea</i>	93-129
Vizcaya	<i>Pinus radiata</i>	347-380
Madrid	<i>Quercus pyrenaica</i>	522
	<i>Fagus sylvatica</i>	576

Métodos para estudiar el desfronde

La hojarasca de una planta se puede obtener tomándola antes o después de su caída. De la planta se pueden cortar algunos brotes (McClagherty & Berg, 1987) o coger con la mano las hojas senescentes justo antes de la abscisión (McClagherty & Berg, 1987, Colpaert & Van Tichelen, 1996, Smolander *et al.*, 1996). Los fragmentos desprendidos de las plantas se pueden recoger directamente de la superficie del suelo (Gallardo & Merino, 1993, Pérez Hernández, 1996), en redes colgadas debajo de la planta (Bocock & Gilbert, 1957, Moro, 1992), en redes de nailon fijadas a un anillo metálico colgado del tronco a cierta altura del suelo (Moro, 1992, Williams *et al.*, 1997), en contenedores forrados con bolsas de plástico perforadas para permitir el drenado de la lluvia y la nieve fundida (Lousier & Parkinson, 1976), en lienzos extendidos debajo de la planta (McClagherty *et al.*, 1985) o en cajas de madera y embudos de plástico con una tela mosquitera de material plástico en el fondo, para permitir el paso del agua (Alvera, 1990). También se pueden sacudir las ramas suavemente para recoger las hojas desprendidas en lienzos extendidos debajo de la planta (McClagherty & Berg, 1987).

La cantidad de hojarasca caída se suele expresar en peso seco. En general, las muestras se secan en estufa durante 24 horas, a 70 °C si están enteras y a 65 °C si están molidas, ya que temperaturas superiores desactivan las enzimas vegetales y descomponen parte de la materia orgánica (López Ritas & López Melida, 1990). Sin embargo, Lousier & Parkinson (1976) secan en estufa a 80 °C durante 48 horas, McClagherty *et al.* (1985) a 60 °C durante 48 horas y Gallardo & Merino (1993) a 80 °C durante 24 horas.

Descomposición de la hojarasca

La descomposición de la hojarasca y la senescencia de las raíces, pasos fundamentales en los ciclos biogeoquímicos (Pardo *et al.*, 1997), son la fuente principal de nutrientes transferidos desde las plantas a los organismos del suelo (Lousier & Parkinson, 1976, Byard *et al.*, 1996).

Aunque Coûteaux *et al.* (1995) opinan que la descomposición de la materia orgánica es el resultado de la mineralización y humificación de lignina, celulosa y otros componentes por microorganismos y del lavado de componentes solubles hacia capas más profundas del suelo donde se mineralizan e inmovilizan, creemos, como otros muchos autores, que el proceso finaliza con la formación de compuestos minerales (Aerts, 1997a). En la descomposición de la hojarasca intervienen tres procesos que actúan simultáneamente, lixiviado, fase abiótica mediante la cual la fracción soluble se libera por la acción del agua; catabolismo, paso enzimático de transformación de moléculas complejas en otras más simples, y fragmentación, proceso físico, que puede acompañar o no a los anteriores, llevado a cabo por la actividad alimentaria de la fauna descomponedora (Swift *et al.*, 1979). Schlesinger (1985) divide los constituyentes de las hojas en tres grupos, según predomine en ellos el lavado, la descomposición celular o la inmovilización. En el primero estarían los compuestos más

solubles de las células. En el segundo, la celulosa, calcio y magnesio, con niveles de pérdida similar. En el tercero, el nitrógeno, fósforo y lignina, que se acumulan en el residuo de la hojarasca.

La cantidad de materia orgánica acumulada en el suelo depende del aporte de hojarasca, del tiempo de generación de los organismos descomponedores y de la tasa de descomposición de la materia orgánica (Olson, 1963). Así, la acumulación de materia orgánica en los horizontes húmiferos indica un desequilibrio entre las tasas de producción y descomposición de la hojarasca (Smolander *et al.*, 1996). La tasa de descomposición está regulada por las condiciones climáticas y edáficas, por la composición química de la hojarasca y por los organismos descomponedores (Lousier & Parkinson, 1976, Schlesinger, 1977, McClaugherty *et al.*, 1985, Gallardo & Merino, 1993, Belyea, 1996, Smolander *et al.*, 1996). Asimismo, se correlaciona negativamente con su contenido en lignina y polifenoles y positivamente con el de nitrógeno y la precipitación (Vanlauwe *et al.*, 1997).

A medida que aumenta la precipitación, disminuye la calidad de los tejidos de las plantas (incrementa su relación C/N) y, por lo tanto, la de la hojarasca retornada al suelo. Esto es debido a que el lavado del nitrógeno del suelo hace que las plantas tengan una eficiencia en el uso del nitrógeno mayor, capturando más carbono por unidad de enzimas fotosintéticas ricas en nitrógeno (Vinton & Burke, 1997). Las pérdidas de constituyentes solubles de la hojarasca del suelo por lavado oscilan entre el 14% y el 23% del peso inicial (Schlesinger, 1985) y provienen principalmente de moléculas orgánicas sencillas, como azúcares, ácidos orgánicos y aminoácidos (Pardo *et al.*, 1997). De igual modo, al disminuir la temperatura, se reduce el contenido de nitrógeno foliar de las plantas, la producción de hojarasca y su tasa de descomposición (Raich *et al.*, 1997). La composición química de la hojarasca, sumada a las bajas temperaturas en los bosques fríos de coníferas poco productivos, retardan la actividad biológica, de forma que se alcanzan niveles altos de acumulación de carbono y energía (Olson, 1963). La acumulación de materia orgánica, a largo plazo, en turberas es un resultado directo de las tasas bajas de descomposición, las cuales disminuyen con la profundidad, paralelamente a la humificación de la turba, y están muy afectadas por la calidad de la hojarasca y el microambiente (Belyea, 1996).

El pH, temperatura, humedad y textura del suelo influyen en la mineralización de la materia orgánica. Así, en suelos ácidos se retarda o incluso se bloquea (Mengel, 1996). El rango de temperaturas para que se dé la mineralización máxima es de 25-45 °C, siendo la óptima de 37 °C. Además, las temperaturas elevadas estimulan más la descomposición de los residuos vegetales recalcitrantes que la de los que se degradan fácilmente (De Neve *et al.*, 1996). La mayor humedad y materia orgánica del suelo se refleja en unos valores más altos de carbono y nitrógeno y en una relación C/N menor (Ross *et al.*, 1996). La textura controla la mineralización por su influencia sobre la disponibilidad de oxígeno y la distribución física de los materiales orgánicos (Jarvis, 1996). Así, la mineralización en suelos arenosos es más rápida que en los arcillosos (Mengel, 1996) y en los turbosos es dos veces más alta que en los arenosos (Davidsson *et al.*, 1997).

La velocidad de descomposición también está determinada por el tamaño de los residuos. Así, los fragmentos de ramas de diámetro pequeño se descomponen más rápidamente que los grandes, debido a que, además de tener más superficie susceptible de ser atacada por los microorganismos descomponedores, pierden rápidamente peso inicial al liberar compuestos lábiles durante las primeras etapas de descomposición; la pérdida de peso de los fragmentos grandes ocurre a una velocidad más uniforme al no contener una proporción alta de componentes lábiles (O'Connell, 1997). Igualmente, los fragmentos de raíces menores de 5 mm tienen una relación C/N más baja y se descomponen más rápidamente en las primeras etapas, que los de tamaño mayor por contener más masa no estructural que estructural, aunque en las últimas etapas, las velocidades de descomposición de todos los tamaños convergen y son independientes de la relación C/N (King *et al.*, 1997).

Una mezcla de hojarasca se descompone más rápidamente que la de una sola especie, ya que satisface mejor las demandas de los organismos descomponedores por la mayor diversidad de constituyentes orgánicos (Byard *et al.*, 1996). Estos constituyentes se dividen en tres grupos: sustancias solubles (nutrientes), polímeros de carbohidratos y compuestos aromáticos ácidos insolubles, que incluyen lignina y productos fenólicos de la descomposición. Estos grupos, además de tener distintos modelos de descomposición para los diversos tipos de hojarasca, comienzan su pérdida de masa neta en etapas diferentes del proceso. Así, en una primera fase la descomposición de la hojarasca está regulada por su contenido en sustancias solubles, las cuales suelen alcanzar un nivel casi constante cuando se ha perdido un 30% de la masa inicial. En este momento se inicia la desaparición neta de lignina que controla la segunda etapa del proceso (McClaugherty & Berg, 1987).

La liberación neta de la mayoría de los nutrientes de la hojarasca, aumenta con el contenido de los fácilmente degradables. Por tanto, las hojarasca con mayor contenido en nitrógeno, fósforo o potasio se descomponen más rápidamente, al menos en las primeras etapas, y sufren un incremento neto de sustancias recalcitrantes, debido a la formación de compuestos similares a la lignina durante la descomposición (Lundmark-Thelin & Johansson, 1997) y a que los microorganismos prefieren los substratos fácilmente disponibles (Smolander *et al.*, 1996). Además, la lignina hace que la hojarasca sea menos palatable para la fauna del suelo, como sucede con las hojas de *Fagus sylvatica*, que se descomponen más lentamente que otras frondosas en el mismo suelo y condiciones climáticas, por su concentración alta de lignina, hasta el 30% (Pardo *et al.*, 1997).

La acumulación en la hojarasca de algunos nutrientes durante el proceso de descomposición indica que sus niveles iniciales están por debajo de los requeridos por los microorganismos descomponedores, por lo que un elemento que limite el crecimiento y actividad microbiana es retenido o importado a la hojarasca durante las primeras etapas de descomposición y no se libera hasta que alcanza un cierto nivel crítico o hasta que la calidad de la fuente de carbono llegue a ser limitante (Lundmark-Thelin & Johansson, 1997). El aumento de nitrógeno en la hojarasca durante su descomposición se puede atribuir a aportes exógenos por excretas radicales, lavado de doseles y excretas y cadáveres de animales que

alcanzan eventualmente la hojarasca y la contaminan, a la inmovilización microbiana en los microorganismos que colonizan las hojas enterradas y a la velocidad de descomposición diferente de compuestos carbonados y nitrogenados (Lousier & Parkinson, 1978, McLaugherty *et al.*, 1985, Aranda *et al.*, 1990, Gil *et al.*, 1999b). La hojarasca también se enriquece en nitrógeno, debido a la fijación de N_2 por la microflora no simbiótica del suelo, lo cual depende de la diferente naturaleza de las hojarasca, de las muy variables condiciones edáficas y del hecho de que una misma hojarasca, en un mismo ambiente edáfico, puede, según su edad, ser más o menos rica en sustancias antimicrobianas o en sustratos metabolizables por los microorganismos fijadores de nitrógeno (Dommergues, 1971).

La mayoría de los macronutrientes tienen un etapa primera de inmovilización por los microorganismos descomponedores y, por ello, el incremento de nitrógeno en la hojarasca refleja también tal inmovilización y se plasma en la relación C/N, que disminuye con el tiempo (Pardo *et al.*, 1997). La inmovilización microbiana de nitrógeno continúa mientras exista una fuente suficiente de carbono, pero conforme disminuye la disponibilidad de éste para los microorganismos, aumenta la liberación de nitrógeno (Aber & Melillo, 1980 y 1982).

Microflora

La microflora asimila entre el 90 y 95% de la producción primaria neta total en los ecosistemas terrestres (Coleman *et al.*, 1980). La diversidad microbiana garantiza los ciclos de los nutrientes y los procesos de descomposición de la materia vegetal en cualquier ecosistema (Barea, 1998).

Debido a los tiempos de generación cortos de bacterias y hongos, la descomposición de los residuos vegetales en algunos casos queda restringida a periodos con condiciones favorables de temperatura y humedad, que producen explosiones demográficas microbianas y tasas altas de renovación de su biomasa. La flora anaerobia permanece a lo largo del año, sobre todo en la estación húmeda y en los sitios donde el drenaje es pobre y la inundación fuerte. Durante la estación seca hay un incremento de actinomicetos en suelos arcillosos y una reducción de hongos y bacterias en suelos arenosos. En éstos aparecen cambios muy rápidos y frecuentes entre las fases aerobias y anaerobias, mientras que en los arcillosos predominan las aerobias y el contenido de agua permanece cerca de un nivel óptimo durante más tiempo (Coleman *et al.*, 1980).

El número de microorganismos del suelo se relaciona con la humedad, pH, contenido de materia orgánica y temperatura. Así, los suelos neutros fértiles en áreas relativamente cálidas y lluviosas tienden a presentar las densidades más elevadas de microorganismos. Los microorganismos abundan en la rizosfera y en los horizontes húmicos y, sorprendentemente, las bacterias anaerobias se localizan en mayor cantidad en los horizontes superiores, corroborando la hipótesis de la existencia de microambientes anóxicos a cualquier profundidad, dependiendo del régimen de aguas. En los meses de verano aumenta el número de microorganismos, reflejo de la temperatura superior y la introducción de hojarasca. Asimismo, los suelos que en

invierno están helados presentan a menudo un alza de la diversidad microbiana, inmediatamente después del deshielo primaveral, lo que se explica en términos de incremento de nutrientes tras la disgregación física de los agregados del suelo (Grant & Long, 1989). En ciertos ambientes mediterráneos, el contenido de amonio del suelo, producto de la descomposición de la materia orgánica, fluctúa a lo largo del año, con valores máximos en primavera y otoño (Oliver & Bermúdez de Castro, 1996, Pérez Hernández, 1996), reflejo de la densidad de microorganismos proteolíticos y amonificantes (Acero, 1993, Pozuelo González et al., 1995). La distribución espacial de los microorganismos en la matriz del suelo está determinada por el contenido de arcilla y materia orgánica de los agregados. Así, los microagregados de 2-20 μm contienen la densidad mayor de microorganismos, ya que ofrecen guaridas para eludir a los protozoos predadores y suministran nutrientes, al tener porcentajes altos de carbono y de nitrógeno, que aseguran el crecimiento y supervivencia de los microorganismos asociados a sus superficies (Van Gestel et al., 1996).

Los hongos son consumidores importantes de la materia orgánica del suelo, ya que sintetizan enzimas relativamente inespecíficas, involucradas en la descomposición de la celulosa y la lignina, que degradan compuestos tóxicos recalcitrantes de peso molecular alto. Así, los basidiomicetos de la podredumbre blanca descomponen lignina y hongos imperfectos, como *Penicillium* y *Fusarium*, hacen lo propio con celulosa y lignina (Rodríguez et al., 1996). Igualmente, en suelos de bosques urbanos contaminados con aceites industriales, *Aspergillus terreus* y *Fusarium solari* atacan de forma eficiente compuestos alifáticos e hidrocarburos aromáticos, respectivamente (Colombo et al., 1996). En suelos de hayedos, donde la hojarasca contiene muchos compuestos fenólicos y es pobre en nitrógeno que, además, no es accesible fácilmente al estar retenido dentro de compuestos refractarios como los complejos proteína-polifenoles, algunos basidiomicetos saprofitos como *Lepista nuda* y micorrícicos como *Thelephora terrestris* o *Suillus bovinus* colonizan intensamente la capa de hojarasca en suelos con humus mor o moder. Estos basidiomicetos saprofitos y micorrícicos comienzan la descomposición y mineralización de los compuestos más recalcitrantes después de que otros hongos hayan metabolizado los carbohidratos degradables fácilmente; los micorrícicos son menos eficientes en la descomposición de las hojas frescas de *Fagus sylvatica* que los saprofitos, ya que éstos producen una liberación neta de nitrógeno de las hojas y sus hifas penetran y crecen dentro de los tejidos foliares, mientras que aquellos producen una acumulación neta de nitrógeno en las hojas y su micelio no penetra tanto en ellas (Colpaert & Van Tichelen, 1996).

La celulosa tiene gran importancia en la descomposición de la materia orgánica por microorganismos y microfauna, y por lo tanto, en el ciclo de nutrientes (Latter & Walton, 1988). En la descomposición de la celulosa, controlada interactivamente por la comunidad microbiana y por la disponibilidad de carbono y nitrógeno, hay dos fases, una, inicial, en la que dominan las bacterias, y otra, final, dominada por hongos (Hu & Van Bruggen, 1997). Entre los microorganismos edáficos productores de enzimas celulolíticas, se encuentran bacterias como *Trichoderma viride*, actinomicetos como *Fusarium solani* y hongos como *Sporotrichum*

pulverulentum (Sagar, 1988). La actividad de estos microorganismos depende de la fertilidad y humedad del suelo. Así, en suelos fértiles, la cantidad y actividad respiratoria de la microflora y, por tanto, la tasa de descomposición de la celulosa, son mayores que en suelos pobres (Breymeyer, 1978).

Fauna

La fauna edáfica desempeña un papel primordial en el proceso de descomposición, fragmenta la hojarasca, acelera la propagación de los microorganismos, estimula y controla la actividad de las colonias de bacterias y hongos y participa en la estructuración del suelo (Paquin & Coderre, 1997). Además, influye positivamente en la velocidad de descomposición ya que controla las poblaciones de microorganismos descomponedores y mineralizadores (Sulkava *et al.*, 1996) y moviliza nutrientes del material orgánico (Setälä *et al.*, 1996). Así, en bosques amazónicos húmedos, los acúmulos de hojarasca de los árboles se descomponen en un año, gracias a la actividad de los artrópodos que habitan en la hojarasca (Höfer *et al.*, 1996).

Los animales del suelo muerden trozos pequeños de hojarasca aumentando así la superficie accesible a las influencias físicas y químicas y a la actividad microbiológica; degradan algunas moléculas orgánicas con sus propias enzimas y las de organismos simbióticos, contribuyendo a la mineralización; ayudan en la síntesis de sustancias orgánicas nuevas y en la humificación de los residuos vegetales; redistribuyen, con movimientos verticales y horizontales, las sustancias minerales y orgánicas dentro del perfil del suelo, y promueven estructuras favorables para los procesos aeróbicos activos de transformación de la materia orgánica (Coleman *et al.*, 1980).

La humedad y temperatura ejercen una influencia compleja sobre la biomasa y la estructura de la comunidad faunística del suelo. Así, los microartrópodos reducen las poblaciones de nemátodos y enquitreidos solo cuando hay un nivel de humedad media y baja, lo que hace disminuir la mineralización del nitrógeno (Sulkava *et al.*, 1996). El gradiente de vegetación desde un bosque puro de caducifolios hasta otro puro de coníferas implica una serie de cambios en el pH, en la estructura del suelo y en la naturaleza de la hojarasca que da lugar a cambios en el conjunto de organismos del suelo; la eliminación gradual de la hojarasca de caducifolios y de las bacterias y hongos asociados con su descomposición hace que los macroartrópodos descomponedores disminuyan y aumenten los microartrópodos y macroartrópodos predadores, que son menos específicos en el tipo de alimento, pero están mejor adaptados a las nuevas condiciones (Paquin & Coderre, 1997).

Los enquitreidos y lombrices de tierra ingieren partículas de suelo asimilando restos de materia orgánica fresca, más o menos humificada, y microorganismos. Las lombrices reciclan alrededor de 100 kg/m² de suelo al año (Coleman *et al.*, 1980). También intervienen en la descomposición de la hojarasca y en la formación de agregados estables a través de sus excretas enriquecidas en materia orgánica. La actividad de los enquitreidos incrementa la proporción de agregados mayores de 0.3 mm y la mineralización del carbono orgánico contenido en ellos

(Marinissen & Didden, 1997). Igualmente, las lombrices estimulan los procesos de enriquecimiento de carbono y estabilización de los macroagregados del suelo (Marinissen & Hillennar, 1997).

Las lombrices son uno de los grupos más importantes de la fauna edáfica en muchos agroecosistemas y afectan a la estructura del suelo, al reciclado de nutrientes y a la degradación de la materia orgánica. Así, *Lumbricus terrestris* es una lombriz común comedora de hojarasca, capaz de remover 420 kg/ha de hojarasca de maíz en seis meses y de rebajar la relación C/N e incrementar la tasa de pérdida de carbono y nitrógeno de la hojarasca (Bohlen et al., 1997). En general, las lombrices aumentan la materia orgánica y el contenido de nutrientes del suelo, lo cual incrementa la actividad microbiana y la fertilidad química, que a su vez, favorece el crecimiento de las plantas (Devliegher & Verstraete, 1997). Además, sus excretas cambian el pH del suelo y estimulan el metabolismo microbiano, por lo que la actividad de las enzimas y microorganismos edáficos es más alta en sus alrededores. Esto, a su vez, conduce a un aumento de colémbolos, cuya fuente de alimento son esos microorganismos (Wickenbrock & Heisler, 1997). Igualmente, los protozoos, esenciales en la dieta de las lombrices para alcanzar la madurez sexual, encuentran un hábitat conveniente en las partículas de sus excrementos frescos (Bonkowski & Schaefer, 1997).

Por estas causas, las lombrices se emplean como bioindicadores de la calidad de los suelos forestales, ya que su biomasa se relaciona positivamente con la formación de humus mull y con la acidez y humedad óptimas para el desarrollo de los árboles. También son bioindicadores útiles para evaluar los efectos de la contaminación del suelo con metales pesados y plaguicidas, por prácticas agrícolas y lluvia ácida (Muys & Granval, 1997). Hoy día se aprovechan las funciones que realizan las lombrices en el suelo para compostar residuos vegetales, vermicompostaje, estiércoles y lodos de depuradoras de aguas residuales (Allan, 1997, Abader, 1999), empleando, sobre todo, *Eisenia foetida*, porque es muy prolífera y tiene gran actividad enzimática y capacidad alta de humificación (Lorduy, 1984).

Métodos de estudio de la descomposición

Incubación de la hojarasca

La descomposición de la hojarasca se estudia normalmente a través del método de las bolsas de Bock & Gilbert (1957). Consiste en encerrar materia vegetal, de masa y composición química conocidas, en bolsas de malla que se sitúan en el campo y, cada cierto tiempo, se recupera un conjunto de ellas elegidas al azar para analizar la pérdida de masa y los cambios en la composición química de la hojarasca. Aunque este método puede subestimar la descomposición real, se asume que los resultados obtenidos reflejarán tendencias características de la descomposición de la hojarasca no confinada y permitirá comparaciones entre especies, sitios y manipulaciones experimentales (Wieder & Lang, 1982). Por ello, esta técnica es la más utilizada para examinar la descomposición de la hojarasca en ecosistemas

terrestres (Wieder & Lang, 1982, King *et al.*, 1997). Además, en turberas, el método de las bolsas de hojarasca es el único por el cual se puede medir la pérdida de masa debida a los procesos de descomposición, lixiviado y respiración (Belyea, 1996).

De los diversos materiales empleados se prefieren los recipientes de nailon, que además de ser biológicamente inertes, por su flexibilidad, minimizan los defectos de otros recipientes rígidos que no permiten que las muestras lleguen a integrarse en la capa natural de hojarasca (Bocock & Gilbert, 1957).

La elección del tamaño de luz de la malla es necesariamente un compromiso, ya que debe permitir el acceso de tantos elementos de la biota como sea posible durante la confinación del material experimental y, al mismo tiempo, evitar en lo posible la salida de las fracciones más pequeñas (Bocock & Gilbert, 1957). Con un tamaño de luz de malla de 5 mm entra la macrofauna, con 0.5 mm la mesofauna y con 48 μm solo la microfauna (Setälä *et al.*, 1996). Además, se debe tener en cuenta que los resultados pueden estar afectados por procesos ajenos a la descomposición, como la erosión y entrada de partículas más finas que el diámetro de malla, la exclusión de organismos descomponedores más grandes que el diámetro de la malla y la colonización de la hojarasca por raíces, hongos, bacterias e invertebrados (Belyea, 1996). Así, la tasa de descomposición de la hojarasca enterrada en bolsas con luz de malla de 7 mm, en las que *Lumbricus terrestris* puede entrar, es 30-65% mayor que en bolsas de 1 mm, donde no puede entrar (Curry & Byrne, 1997).

Generalmente, para hojarascas grandes, como hojas de árboles, se suelen emplear mallas que permitan la entrada de macroinvertebrados, como caracoles, escarabajos, lombrices y milpiés (Bocock & Gilbert, 1957). Así, se han utilizado luces de malla de 1 cm (Bocock & Gilbert, 1957, Lousier & Parkinson 1976), de 7 mm (Aranda *et al.*, 1990) o de 5 mm (Pérez Hernández, 1996, Pardo *et al.*, 1997). Sin embargo, en algunos casos particulares se emplean tamaños de malla muy pequeños, como han hecho Colpaert & Van Tichelen (1996) que usaron mallas con 0.1 mm para estudiar la descomposición de hojas de *Fagus sylvatica* por hongos y prevenir el crecimiento de raíces dentro de las bolsas.

Para hojarascas de tamaño reducido, como hojas de arbustos, se usan normalmente mallas que prevengan pérdidas de las hojas más pequeñas y permitan la actividad microbiana aeróbica y la entrada de pequeños animales del suelo (Gallardo & Merino, 1993), aunque se pueden hacer rajas de 1 cm para que entre también la macrofauna (King *et al.*, 1997). Así, el tamaño más común es de 1 mm (McClaugherty & Berg, 1987, Moro, 1992, Gallardo & Merino, 1993, Byard *et al.*, 1996, Oliver *et al.*, 2000 y 2001); en turberas se han empleado tamaños de 330 μm que excluyen a los macroinvertebrados, que intervienen poco en la pérdida de masa de la hojarasca de esos lugares, pero dejan pasar protozoos y ácaros (Belyea, 1996). En esta tesis se empleó malla de 1 mm de luz.

Aunque, la hojarasca enterrada se descompone más rápidamente que la dejada en superficie (McClaugherty *et al.*, 1985) y las bolsas de hojarasca se pueden depositar sobre el suelo, se suelen enterrar para evitar su desaparición. Sobre el suelo pueden quedar sueltas y al descubierto (Bocock & Gilbert, 1957, McLaugherty *et al.*, 1985, Moro, 1992, Gallardo &

Merino, 1993, Pardo *et al.*, 1997), fijadas con alfileres (McClagherty & Berg, 1987, Lundmark-Thelin & Johansson, 1997) o tapadas con hojarasca (Byard *et al.*, 1996, O'Connell, 1997). Se pueden enterrar superficialmente (McClagherty *et al.*, 1985, Aranda *et al.*, 1990, Oliver *et al.*, 2000 y 2001), a 15 cm (Pérez Hernández, 1996, King *et al.*, 1997) o a distintas profundidades (Belyea, 1996). Una técnica novedosa, que consiste en introducir las bolsas de hojarasca en el estómago fistulado de un rumiante, reduce notablemente el tiempo de incubación (unos días) y da estimaciones de la descomponibilidad de los residuos vegetales similares a las de las bolsas enterradas (Tian *et al.*, 1996). En esta tesis las bolsas de hojarasca se enterraron superficialmente.

Modelos de descomposición de la hojarasca

Una sustancia pura que se descompone a temperatura y tensión de agua constantes, en un período de tiempo determinado, debería perder una proporción constante de la cantidad inicial (Hunt, 1977) y se ajustaría al modelo de crecimiento exponencial simple negativo: $X_t = X_0 \cdot e^{-kt}$, donde X_t es la cantidad de material remanente en el tiempo t , X_0 la cantidad inicial y k un índice constante (Olson, 1963).

La descomposición de una sustancia pura se alejará del modelo exponencial simple si la velocidad de descomposición cambia en el transcurso del proceso, como ocurre si la densidad o composición de la comunidad microbiana o el tamaño de las partículas del sustrato cambian con el tiempo. Los sustratos heterogéneos que se descomponen en condiciones constantes, en general, no se ajustan al modelo exponencial simple de descomposición, ya que en las etapas iniciales, donde predominan los compuestos fácilmente degradables, las velocidades observadas son mayores que las pronosticadas, mientras que en las etapas finales, donde predominan los componentes más resistentes, las tasas observadas son menores que las esperadas. Así, las sustancias compuestas de una fracción lábil (azúcares, almidones, proteínas) y de una recalcitrante o resistente (celulosa, ligninas, grasas, taninos, ceras) muestran una descomposición que se ajusta mejor al modelo exponencial doble: $X_t = X_0 \cdot e^{-k_1 t} + (1 - X_0) \cdot e^{-k_2 t}$, donde X_t es la cantidad de material remanente en el tiempo t , X_0 la cantidad inicial de material lábil, $(1 - X_0)$ la cantidad inicial de material resistente, k_1 la tasa constante para el componente lábil y k_2 la tasa constante para la fracción recalcitrante (Hunt, 1977).

Otro modelo, relacionado estrechamente con el simple y el doble, es el asintótico. Es un caso particular del simple, en el que X_t tiende a ser mayor que 0, o del doble cuando $k_2 = 0$, lo que implica que la fracción recalcitrante no es biodegradable. La generalización del modelo asintótico se cuestiona, ya que ninguna fracción de la hojarasca es completamente inmune del ataque microbiano (Wieder & Lang, 1982).

La tasa de descomposición mide la efectividad de los organismos descomponedores solo en parte, ya que una fracción pequeña de esta descomposición implica lavado y transporte de materiales al interior del suelo mineral y, otra grande, se pierde por respiración de los organismos descomponedores (Olson, 1963). En general, la pérdida de peso de los residuos

vegetales con contenido alto en componentes lábiles, como las hojas, se ajusta mejor al modelo exponencial doble, mientras que la de los que lo tienen bajo, como los tallos, se ajustan mejor al exponencial simple (O'Connell, 1997). Aunque la mayoría de los estudios de descomposición calculan la velocidad de pérdida de masa y de nutrientes por el ajuste de los datos al final del periodo a un modelo exponencial simple o doble (King et al, 1997), el exponencial simple se usa más frecuentemente que el doble, ya que con una sola constante se caracteriza la pérdida de masa, facilitando las comparaciones con otros datos y simplificando los intentos de modelizar la acumulación de carbono orgánico en suelos (Wieder & Lang, 1982).

En la Tab. 12 (pág. 66) se muestran las tasas de descomposición de la hojarasca de hojas de especies leñosas de algunas regiones del mundo calculadas según el modelo exponencial simple negativo ($X_t = X_0 \cdot e^{-kt}$) para un periodo de 2 años. En esta tesis se utilizó el modelo exponencial simple negativo por su facilidad de cálculo y comparación con otros estudios (Wieder & Lang, 1982) y porque se ajusta mejor a la pérdida de masa de hojarasca compuestas no solo por hojas (O'Connell, 1997).

Tab. 12. Tasas de descomposición de la hojarasca de hojas de especies leñosas de algunas regiones del mundo calculadas según el modelo exponencial simple negativo para un periodo de 2 años. Datos tomados de Lousier & Parkinson (1976), Moro (1992) y Gallardo & Merino (1993).

Zona	Especie	Tasa (k) ($X_t=X_0 \cdot e^{-kt}$)
Inglaterra	<i>Castanea sativa</i>	0.41-0.62
	<i>Fagus sylvatica</i>	0.22-0.33
Francia	<i>Fagus sylvatica</i>	0.52-0.23
	<i>Quercus petraea</i>	0.53
	<i>Carpinus betulus</i>	0.91
U.S.A.		
Alaska	<i>Betula papyrifera</i>	0.46
	<i>Populus tremuloides</i>	0.38
	<i>Alnus crispa</i> spp. <i>sinuata</i>	0.41-0.42
New Hampshire	<i>Acer saccharum</i>	0.51
	<i>Fagus grandifolia</i>	0.37
	<i>Betula allegheniensis</i>	0.85
Tennessee	<i>Liriodendron tulipifera</i>	0.85
	<i>Fraxinus pennsylvanica</i>	0.77
	<i>Carya tomentosa</i>	0.79
	<i>Quercus</i> spp.	0.71
	<i>Acer rubum</i>	0.88
	<i>Cornus florida</i>	1.15
Canadá	<i>Populus tremuloides</i>	0.11-0.49
	<i>Populus balsamifera</i>	0.12-0.48
España		
Andalucía	<i>Halimium halimifolium</i>	0.16
	<i>Cistus libanotis</i>	0.14
	<i>Quercus suber</i>	0.18
	<i>Quercus coccifera</i>	0.22
	<i>Quercus canariensis</i>	0.33
	<i>Quercus pyrenaica</i>	0.34
	<i>Quercus lusitanica</i>	0.17
	<i>Salix atrocinerea</i>	0.18
	<i>Fraxinus angustifolia</i>	0.44
Almería	<i>Pinus pinaster</i>	0.12
	<i>Pinus nigra</i>	0.17
	<i>Cistus laurifolius</i>	0.21
	<i>Adenocarpus decorticans</i>	0.53

5.2- Materiales y métodos

Muestreos

Desfronde

El muestreo del desfronde se realizó mes a mes, desde marzo de 1994 hasta febrero de 1998. Para ello, la hojarasca caída se recogió en 18 cajas de madera de 50 x 30 x 20 cm, en cuyo fondo se puso una malla de polietileno de 1 mm de luz que dejaba percolar el agua de lluvia y la nieve derretida, pero retenía las fracciones vegetales. Las cajas se colocaron el 28 de febrero de 1994 bajo el dosel y lo más cerca posible del tallo de 18 arbustos elegidos al azar (3 réplicas por cada una de las 6 especies) (Fig. 16, pág. 67). Cada final de mes, la hojarasca de las cajas se metía en bolsas de plástico y se llevaba al laboratorio donde se separaban los tallos (ramas y cortezas), hojas, flores y frutos (vainas o cápsulas y semillas) de cada réplica, se secaban en una estufa de desecación MEMMERT 800 a 65° C durante 72 horas, se pesaban en una balanza METTLER AE 166 y se guardaban en la misma bolsa en oscuridad, a temperatura ambiente.



Fig. 16. Trampas para la hojarasca.

Descomposición de la hojarasca

Para el análisis de la descomposición se empleó la hojarasca tomada del suelo bajo el dosel de los arbustos de cada una de las 6 especies y de la recogida para estudiar el desfronde. La recolección se efectuó desde principios de mayo a finales de septiembre de 1994, época que coincide con la caída máxima de las diferentes fracciones de la hojarasca de cada uno de los 6 arbustos. Después de cada recogida, la hojarasca se trasladó al laboratorio, en bolsas de plástico, donde se secó a temperatura ambiente. Cuando se reunió la cantidad suficiente, se procedió a enterrarla metida en bolsas rectangulares de 10 x 20 cm, de malla de polietileno de 1 mm de luz, tamaño suficientemente pequeño para evitar, en lo posible, la pérdida de materia de las fracciones más pequeñas, sobre todo hojas, y bastante grande para permitir la entrada de la microfauna y los ejemplares pequeños de la mesofauna. Se utilizaron 240 bolsas (40 por

especie), en cada una de las cuales se metieron 10 g de hojarasca con un porcentaje de tallos (ramas y cortezas), hojas, flores y frutos (vainas o cápsulas y semillas) similar al que presenta la hojarasca en el campo (Tab. 13, pág. 68), que se estimó tomando al azar 5 réplicas de 10 g de la hojarasca recogida de cada especie y pesando sus diferentes fracciones (Apéndice 9, pág. 248).

El enterramiento de las 240 bolsas se realizó el 13 de octubre de 1994, en un lugar llano y libre de arbustos, donde se abrieron 6 zanjas rectangulares de 120 x 130 x 3 cm, con una separación entre zanjas de 20 cm (Fig. 17, pág. 68). En cada zanja se colocaron las 40 bolsas de cada especie distribuidas en 5 filas y 8 columnas con una separación de 5 cm entre cada bolsa y se cubrieron con tierra lo justo para no ser vistas.

Tab. 13. Porcentaje de tallos, hojas, flores y frutos de la hojarasca enterrada.

Especie	Tallos(%)	Hojas(%)	Flores(%)	Frutos(%)
<i>C. purgans</i>	5.59	0.24	12.58	81.59
<i>C. scoparius</i>	1.80	6.61	28.14	63.44
<i>A. hispanicus</i>	1.24	64.91	2.80	31.05
<i>G. florida</i>	8.70	9.86	64.82	16.63
<i>G. cinerea</i>	7.32	2.05	73.80	16.83
<i>C. laurifolius</i>	4.44	58.65	21.08	15.86

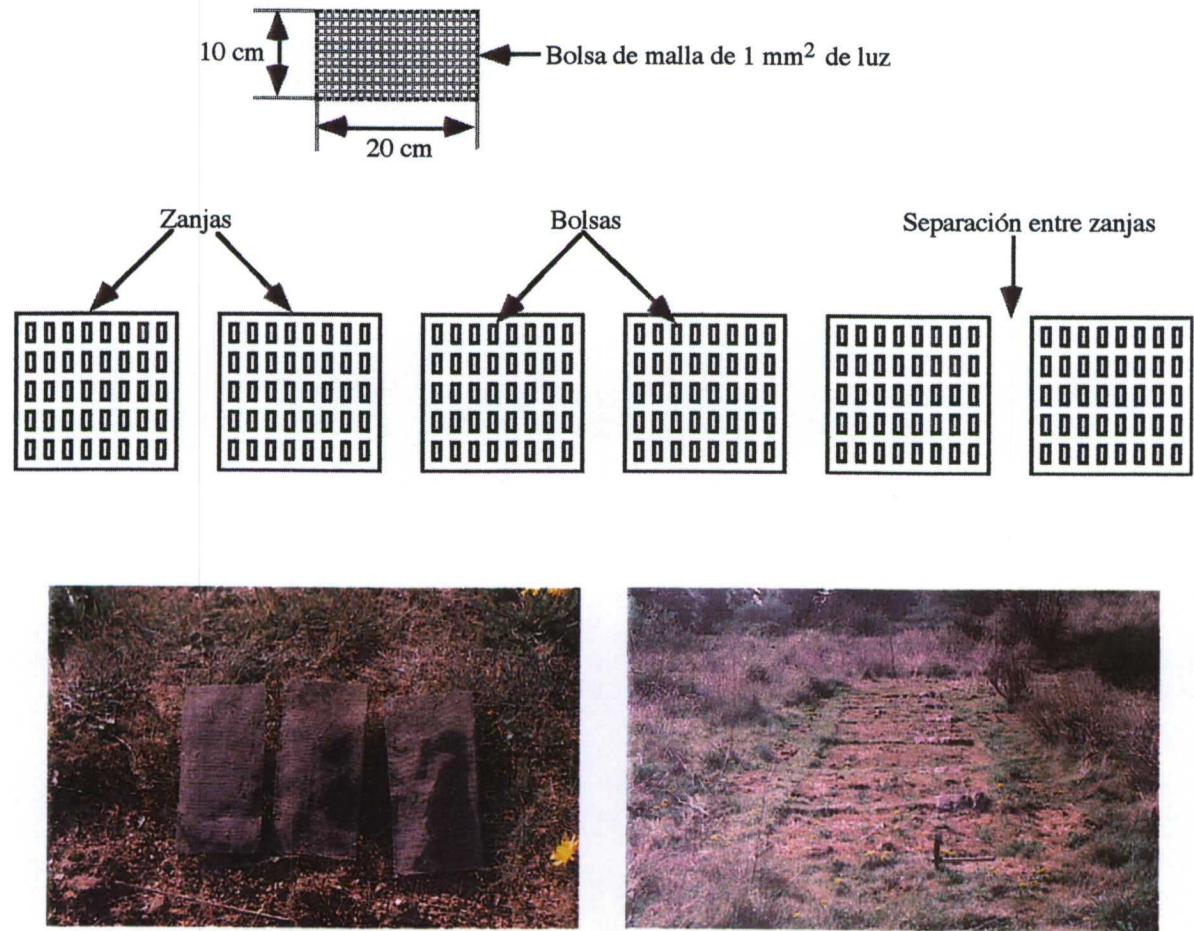


Fig. 17. Zanjas y disposición de las bolsas de hojarasca de los 6 arbustos.

Las bolsas se recogieron cada 2 meses durante 26 meses. Se desenterraron al azar 3 bolsas de cada zanja que se metieron en bolsas de papel para su transporte al laboratorio, donde se procedió a limpiar minuciosamente la hojarasca. Primero se utilizó agua del grifo para disgregar los trozos de tierra adheridos y luego se dejó secar a temperatura ambiente para eliminar, en lo posible, los restos de arena, raíces y tallos de herbáceas y pequeños animales (sobre todo gusanos y hormigas) acompañantes. A continuación, las 3 réplicas de la hojarasca de cada especie se secaron en estufa a 70 °C durante 72 horas, se pesaron, se molieron y se guardaron en bolsas de plástico en oscuridad, a temperatura ambiente.

Como la hojarasca se enterró secada a temperatura ambiente (aproximadamente 25 °C), y la desenterrada se secó a 70 °C, al peso obtenido en cada recogida se le sumó el valor estimado de pérdida de peso producido al secar 5 réplicas de 10 g en estufa a 70 °C durante 72 horas (Apéndice 9, pág. 248).

Análisis de la hojarasca

Carbono orgánico

Para determinar el carbono orgánico se ha seguido el método de Walkley & Black (1934) que Walkley optimizó posteriormente (Walkley, 1935 y 1947). Se basa en la oxidación de la materia orgánica fácilmente oxidable con exceso de dicromato potásico y la valoración del dicromato sobrante con una solución de sal ferrosa.

Las muestras de hojarasca se molieron y se secaron en estufa a 65 °C durante 72 horas. En un vaso de precipitados de 500 ml se echaron 0.03, 0.04 ó 0.05 g de hojarasca, según fuese la del desfronde, la de antes de enterrar y la enterrada, respectivamente, y se añadieron 15 ml de $K_2Cr_2O_7$ 1 N y 20 ml de H_2SO_4 concentrado (96%). Se agitó la mezcla durante 1 minuto y se dejó reposar durante 30 minutos. Posteriormente se diluyó la solución con 200 ml de agua destilada y se añadieron 25 ml de H_2PO_4 al 50% y 10-20 gotas de difenilamina sulfúrica con el objeto de observar mejor el punto final de la valoración. Se valoró con $FeSO_4 \cdot 7H_2O$ 0.5 N hasta que la solución obtuvo un color verde esmeralda. Simultáneamente, se realizó la valoración de un blanco (solo reactivos) para determinar la cantidad máxima de $FeSO_4 \cdot 7H_2O$ 0.5 N y así, por diferencia con la cantidad empleada en la valoración de la muestra, obtener la cantidad de dicromato utilizado en la oxidación del carbono. En los cálculos se tuvo en cuenta que 1 ml de la solución de $K_2Cr_2O_7$ 1 N equivale a 0.003 g de carbono y que el método es efectivo en un 76%, por lo que el factor de corrección al 100% es 1.32.

Nitrógeno total

Para la determinación del nitrógeno total se ha seguido el método de Bremner & Tabatabai (1972) modificado. Este método es una adaptación del método de Kjeldahl (1883), en el cual el nitrógeno amónico producido en la digestión de las muestras se mide, en presencia de

NaOH, por medio de un electrodo de amoniaco.

Las muestras de hojarasca se molieron y se secaron en estufa a 65 °C durante 72 horas. En un matraz Kjeldahl de 500 ml se echaron 0.2 g de hojarasca y se añadieron 3 g de catalizador (96% de K_2SO_4 , 1.5% de $CuSO_4 \cdot 5H_2O$, 2% de Se) y 25 ml de H_2SO_4 concentrado (96%). La mezcla se mantuvo a 500 °C durante 1 hora para que el ácido oxidara los distintos componentes y todo el nitrógeno de la muestra pasara a $(NH_4)_2SO_4$. Se dejó enfriar y se extrajo a continuación 1 ml del digerido que se diluyó hasta 45 ml con agua destilada. Se añadieron 5 ml de NaOH 10 M y se agitó para facilitar la sustitución del amonio. El amonio liberado en forma de gas amoniaco se midió, en agitación continua, con un electrodo específico de amoniaco ORION 95-12 conectado a un analizador de iones ORION EA-940 que da las lecturas directamente en ppm. La calibración del analizador de iones se realizó con 3 soluciones de concentración conocida (0, 1 y 10 ppm) hechas a partir de una solución patrón de 100 ppm de NH_4Cl como fuente de nitrógeno.

Nitrógeno amonio

Para la determinación del $N-NH_4^+$ intercambiable de la hojarasca se ha seguido el método de Banwart *et al.* (1972) modificado, que se basa en que el NH_4^+ de la muestra se libera a un medio acuoso en presencia de NaOH donde se mide con un electrodo específico de amoniaco.

Las muestras de hojarasca se molieron y se secaron en estufa a 65 °C durante 72 horas. En un vaso de precipitados de 100 ml se echaron 0.2 g de hojarasca a los que se añadieron 45 ml de agua destilada y 5 ml de NaOH 10 M. Se agitó para facilitar la sustitución del amonio. El amonio liberado se midió, en agitación continua, con un electrodo específico ORION 95-12 conectado al analizador de iones antes indicado y calibrado de la misma forma que para el nitrógeno total.

Nitrógeno nitrato

Se ha seguido el método de Milham *et al.* (1970) modificado, que se basa en que el ion nitrato de la muestra se libera a un medio acuoso por medio de una solución extractora (16.66 g/l de $Al_2(SO_4)_3 \cdot 18H_2O$, 1.24 g/l de H_3BO_3 , 4.67 g/l de Ag_2SO_4 , 2.43 g/l de NH_2SO_3H), donde se mide con 2 electrodos, uno específico del ion nitrato y otro de referencia.

Las muestras de hojarasca se molieron y se secaron en estufa a 65 °C durante 72 horas. En un vaso de precipitados de 100 ml se echaron 0.4 g de hojarasca. Se diluyó hasta 50 ml con solución extractora y se agitó vigorosamente durante 30 minutos. A continuación se dejó sedimentar y el nitrato difundido al medio acuoso se midió con un electrodo específico ORION 93-07 y un electrodo de referencia ORION 90-02 conectados al analizador que se ha indicado anteriormente. La calibración del analizador se realizó con 3 soluciones de concentración conocida (0, 8 y 80 ppm) hechas a partir de una solución patrón de 800 ppm de KNO_3 como fuente de nitrato.

Reactivos

Todos los análisis se efectuaron con reactivos para análisis MERK y Panreac.

Tratamiento de los datos

Desfronde

El desfronde se expresó en g/m² a partir del peso medio de 3 réplicas recogidas cada mes. Igualmente, para el carbono orgánico, nitrógeno total y relación C/N se halló el valor medio de 3 réplicas. Los valores de la masa, carbono orgánico, nitrógeno total y relación C/N del desfronde de los 6 arbustos se compararon entre sí con análisis de la varianza paramétricos o no paramétricos de 1 ó 2 factores a un nivel de significación del 0.05% por medio de los programas estadísticos STATISTICA y SPSS. Los paramétricos se realizaron con los tests F y LSD de Fisher después de comprobar, con las transformaciones necesarias, la normalidad y homocedasticidad de los datos. Cuando no se cumplían estas premisas, se optaba por los no paramétricos de Kruskal-Wallis y HSD de Tukey sin transformar los datos (Sokal & Rohlf, 1969).

Descomposición

La descomposición de la hojarasca se calculó a partir de la pérdida de peso medio de las 3 réplicas recogidas cada 2 meses. Igualmente, para el carbono orgánico, nitrógeno total, nitrógeno amonio, nitrógeno nitrato y relación C/N se halló el valor medio de 3 réplicas. Los valores de la masa, carbono orgánico, nitrógeno total, nitrógeno amonio, nitrógeno nitrato y relación C/N de la hojarasca remanente de cada recogida se ajustaron al modelo exponencial simple para un nivel de significación del 0.05% con el programa estadístico SPSS. Las tasas de descomposición se estimaron con la expresión: $K = - (\ln X_t - \ln X_0) / t$ (Olson, 1963), que viene del modelo exponencial simple ($X_t = X_0 \cdot e^{-Kt}$), donde K es la tasa anual de descomposición, X_t es el peso seco recogido en el tiempo t, X_0 es el peso seco inicial y t es el tiempo transcurrido expresado en años. Asimismo, por medio del programa simulador STELLA y con las tasas de descomposición, correspondientes a las masas remanentes finales, calculadas con el modelo exponencial simple, se construyeron las gráficas de la pérdida de masa de la hojarasca y se estimó el tiempo teórico necesario para que la hojarasca se descompusiese en el 50%, 90%, 95% y 99.99%. Igualmente, cuando fue necesario, se efectuaron regresiones lineales simples. Los valores de las masas remanentes, tasas de descomposición, carbono orgánico, nitrógeno total, nitrógeno amonio, nitrógeno nitrato y relación C/N de la hojarasca de los 6 arbustos se compararon entre sí por medio de análisis de la varianza de la misma forma que para el desfronde.

5.3- Resultados y discusión

Desfronde

A grandes rasgos, el desfronde de los 6 arbustos a lo largo de los 4 años de muestreo (Tab. 14, pág. 73, Apéndice 7, pág. 237) siguió una pauta bimodal a lo largo del año, con un pulso de desfronde en el verano y otro invernal, cuando existe, que generalmente es menor que el estival (Figs. 18 a 24, págs. 74 a 77). El pico de desfronde estival, que corresponde a la caída fenológica, se produce cuando la temperatura es máxima y la precipitación mínima. El invernal ocurre cuando la temperatura es mínima y la precipitación máxima y se debe a las nevadas, heladas y fuertes vientos del invierno. Además de estos dos picos principales, también existen otros, sobre todo de tallos y frutos, a causa de las tormentas al final del verano.

Este modelo bifásico refleja la dinámica del proceso de caída de hojarasca, cuyas diferencias anuales y estacionales están causadas por fluctuaciones climáticas y cambios en la composición vegetativa y fenología (Lousier & Parkinson, 1976). También, indica la estacionalidad típica de los climas mediterráneos y concuerda con los encontrados en algunos ecosistemas, como alcornocales, encinares, pinares y matorrales (Caritat *et al.*, 1994, Martín *et al.* 1994, Moro *et al.*, 1994). En otros ecosistemas, como en pinares (Baraqueta & Basagoiti, 1988, Alvera, 1990) y hayedos (Gil *et al.*, 1999b) de influencia atlántica, también se dan esas dos clases de desfronde, fenológico y meteorológico.

La observación detallada del desfronde de los 6 arbustos a lo largo de los 4 años de estudio, corrobora la existencia, además de los pulsos fenológicos del verano, de otros picos acusados de desfronde, producidos por las tormentas estivales de septiembre de 1994 y 1996 y las invernales de febrero de 1996 y noviembre de 1997, en todos los arbustos, que en algunos casos, como en *Cytisus purgans*, *C. scoparius* y *Genista florida* son mayores que los fenológicos. En este sentido, las escasas precipitaciones producidas en el invierno de 1994-1995, las abundantes lluvias del invierno de 1996-1997 y la fuertes heladas de la primavera de 1995 observadas en la zona de estudio, tal como se apuntó en el Capítulo 3 (pág. 48), coincidieron con las registradas por Gil *et al.* (1999a) en un estudio similar en el Hayedo de Montejo, localizado un poco más al norte en la Sierra de Guadarrama, que también condicionan el modelo de desfronde, no así, las tormentas estivales e invernales, dedido a su caracter más localizado.

En relación con lo dicho anteriormente, la disminución del desfronde total de *C. purgans* en 1995 y 1997 (Fig. 18, pág. 74) y de *A. hispanicus* en 1995 (Fig. 20, pág. 75) es consecuencia, principalmente, del descenso en la caída de tallos en estos 2 años de *C. purgans* y de frutos en 1995 de los 2 arbustos. El menor desfronde de frutos se debió a que el adelanto de la primavera, seguido de las fuertes heladas ocurridas en la época de floración de 1995, dañaron la fructificación de estos 2 arbustos, que son los primeros en florecer. Sin embargo, la reducción de la caída de tallos, fue debida a que en estos años no hubo las tormentas de septiembre, ocurridas en 1994 y 1996 (Capítulo 3, pág. 48), las cuales causaron un gran desfronde de tallos en *C. purgans* y *G. cinerea* (Fig. 22, pág. 76).

Por otro lado, el desfronde de *A. hispanicus* y *C. purgans* en abril de 1997 mayor que el del resto de arbustos, se debió a la caída de flores de ambos arbustos y se explica por el adelanto de un mes en la llegada de la primavera de 1997 y porque *A. hispanicus* y *C. purgans*, como se dijo antes, son los primeros que florecen (Capítulo 3, pág. 48). No obstante, el menor desfronde total de *C. purgans* en este año con respecto a *G. florida*, *G. cinerea* y *C. laurifolius* se debe a que cuando el desfronde de éstos 3 arbustos se encuentra en pleno apogeo, el de *C. purgans* está en declive.

Del desfronde total de los 6 arbustos después de los 4 años de muestreo (7308.8 g/m²), la cantidad mayor la aportó *Cistus laurifolius* y la menor *Cytisus purgans*. La cantidad mayor de tallos la produjo *Genista cinerea*, la de hojas y flores *C. laurifolius* y la de frutos *Adenocarpus hispanicus* (Fig. 25, pág. 77). Asimismo, la fracción de tallos fue la que contribuyó más al desfronde total del conjunto de los 6 arbustos, mientras que la de flores, la que menos. En el desfronde de *C. purgans*, *C. scoparius*, *G. florida* y *G. cinerea* predominaron los tallos, mientras que en el de *A. hispanicus* y *C. laurifolius*, las hojas (Fig. 26, pág. 78).

El desfronde medio anual osciló entre 135.4 g/m² (*C. purgans*) y 435.6 g/m² (*C. laurifolius*). Estas cifras son algo inferiores a las registradas en algunos bosques caducifolios del hemisferio norte, que varían entre 150 g/m² (*Betula* spp.) y 990 g/m² (*Alnus rubra*) y están dentro del rango de diversos matorrales mediterráneos que fluctúan entre 71 g/m² (matorral de *Cistus libanotis*) y 490 g/m² (matorral de *Banksia* spp.) (Tab. 11, pág. 56).

Tab. 14. Desfronde de los 6 arbustos (g/m² peso seco) durante los 4 años de muestreo. Se indica el desfronde de cada año, el desfronde total de los 4 años y el desfronde medio con su error estándar.

Año	Fracción	<i>Cytisus purgans</i>	<i>Cytisus scoparius</i>	<i>Adenocarpus hispanicus</i>	<i>Genista florida</i>	<i>Genista cinerea</i>	<i>Cistus laurifolius</i>
03-94	Tallos	155.155	62.577	41.379	167.618	289.947	56.585
	al						
	Hojas	0.675	30.468	149.646	95.758	9.394	226.080
02-95	Flores	9.676	70.055	15.045	68.368	73.840	84.415
	Frutos	14.444	101.858	62.136	63.296	36.720	48.156
	Total	179.950	264.958	268.206	395.040	409.901	415.236
03-95	Tallos	72.547	96.847	31.094	194.157	220.834	64.413
	al						
	Hojas	0.590	21.570	180.518	128.102	4.694	247.024
02-96	Flores	10.151	55.265	8.129	22.102	13.646	54.852
	Frutos	3.187	60.796	17.042	27.023	24.499	39.492
	Total	86.475	234.478	236.783	371.384	263.673	405.781
03-96	Tallos	139.770	86.885	39.006	194.399	216.758	82.866
	al						
	Hojas	2.251	57.023	248.267	108.906	14.133	266.523
02-97	Flores	35.043	20.210	45.360	31.749	77.446	104.968
	Frutos	30.164	26.851	115.631	32.179	37.787	50.693
	Total	207.228	190.969	448.264	367.233	346.124	505.050
03-97	Tallos	31.497	32.337	23.561	141.688	194.179	44.867
	al						
	Hojas	0.554	73.187	308.438	73.969	5.660	242.101
02-98	Flores	3.260	39.163	23.323	45.937	43.672	70.383
	Frutos	32.676	56.413	105.396	38.030	22.841	58.968
	Total	67.987	201.100	460.718	299.624	266.352	416.319
03-94	Tallos	398.969	278.646	135.040	697.862	921.718	248.731
	al						
	Hojas	4.070	182.248	886.869	406.735	33.881	981.728
02-98	Flores	58.130	184.693	91.857	168.156	208.604	314.618
	Frutos	80.471	245.918	300.205	160.528	121.847	197.309
	Total	541.640	891.505	1413.971	1433.281	1286.050	1742.386
03-94	Tallos	99.742	69.661	33.760	174.465	230.429	62.183
	al						
	Hojas	± 33.449	± 16.596	± 4.675	± 14.554	± 23.887	± 9.213
02-98	Hojas	1.017	45.562	221.717	101.684	8.470	245.432
	Flores	± 0.476	± 13.735	± 40.984	± 13.137	± 2.474	± 9.620
	Flores	14.532	46.173	22.964	42.039	52.151	78.654
	Frutos	± 8.100	± 12.366	± 9.336	± 11.035	± 17.207	± 12.295
	Frutos	20.118	61.479	75.051	40.132	30.462	49.327
	Total	± 8.010	± 17.813	± 26.033	± 9.286	± 4.552	± 4.630
	Total	135.410	222.876	353.493	358.320	321.512	435.596
		± 39.556	± 19.430	± 67.802	± 23.673	± 40.560	± 26.872

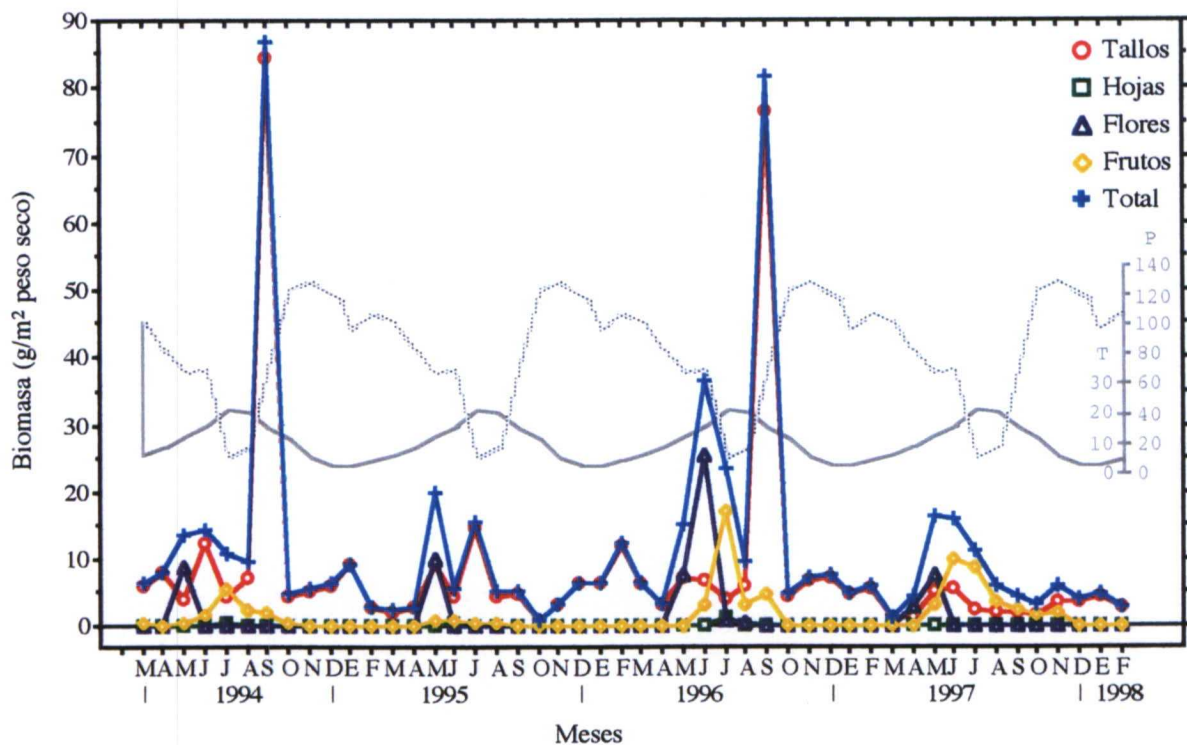


Fig. 18. Desfronde de *Cytisus purgans*. P = precipitación (mm) , T= temperatura (° C) — .

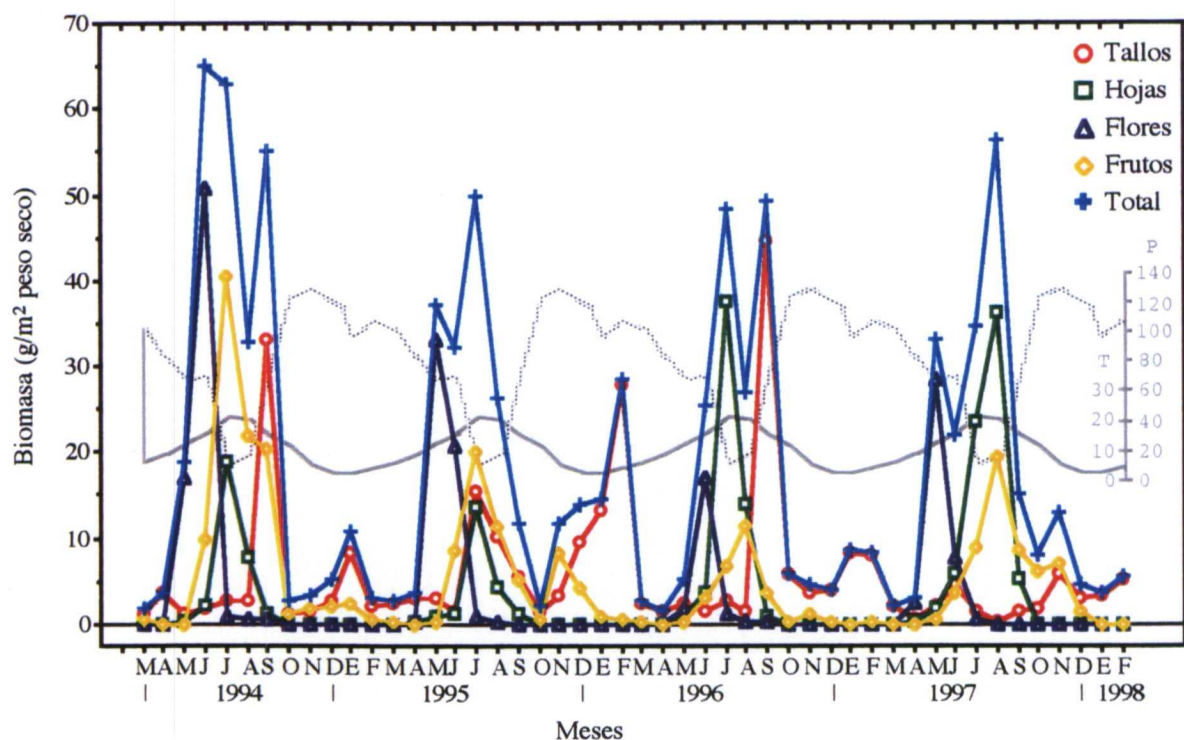
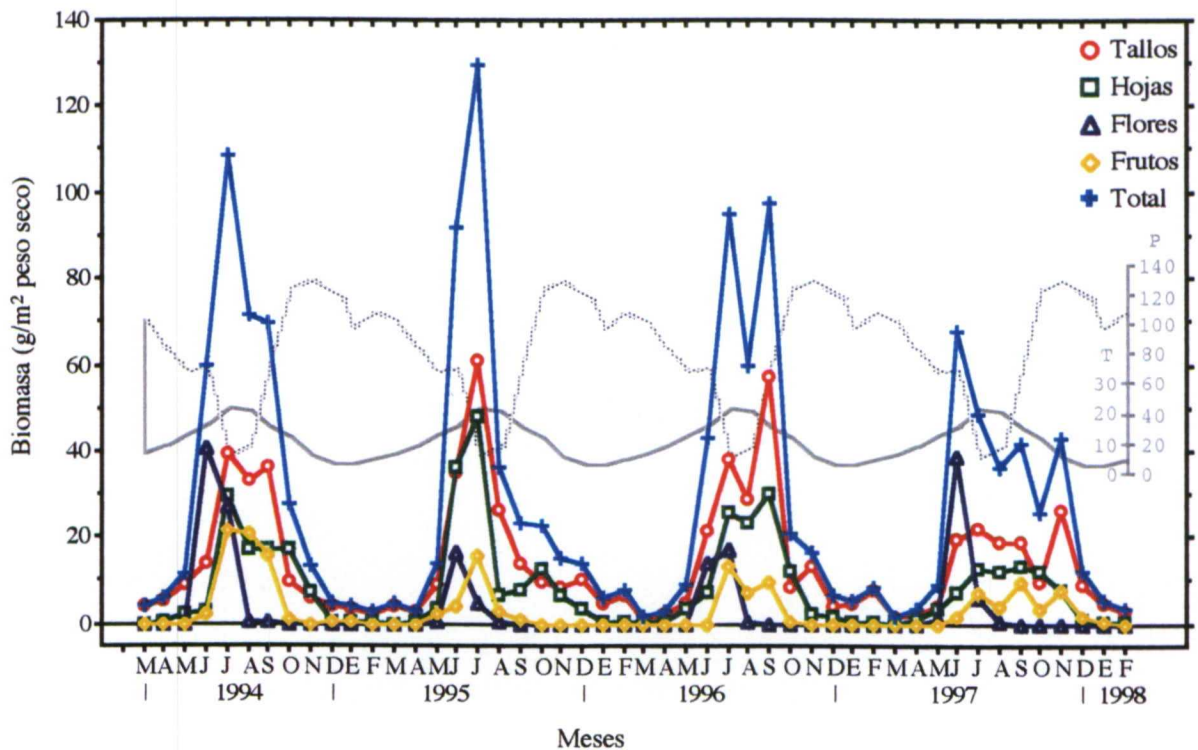
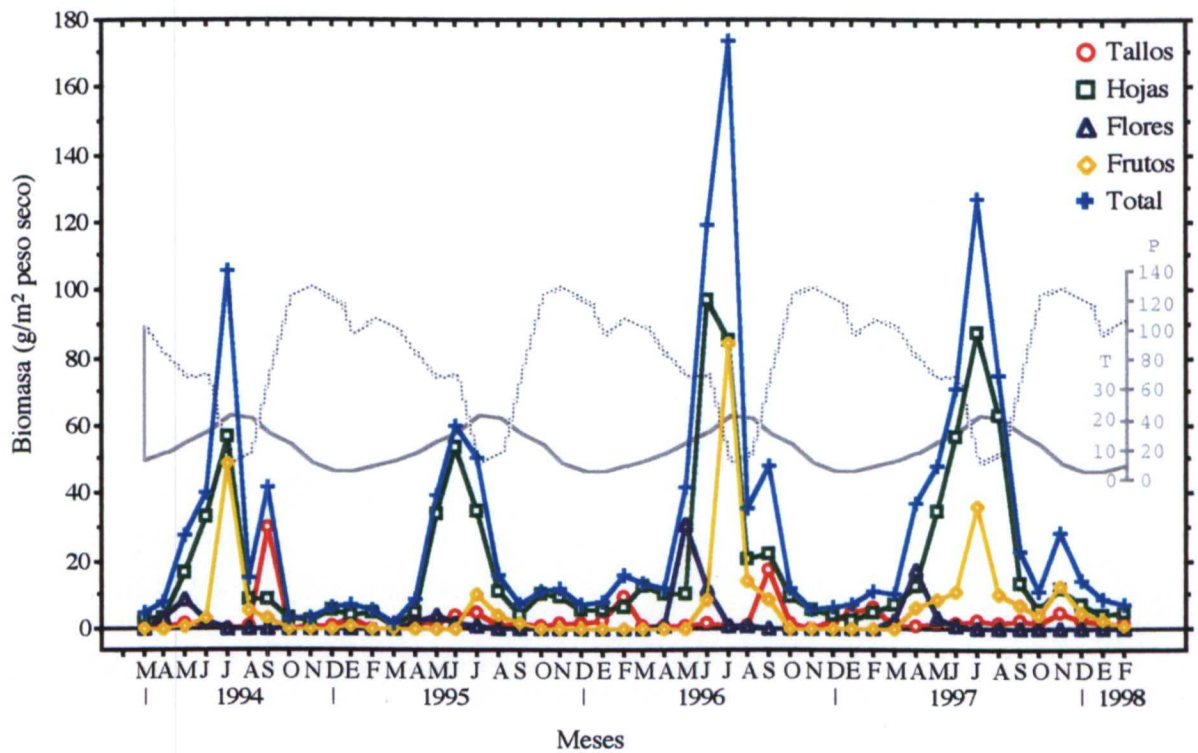


Fig. 19. Desfronde de *Cytisus scoparius*. P = precipitación (mm) , T= temperatura (° C) — .



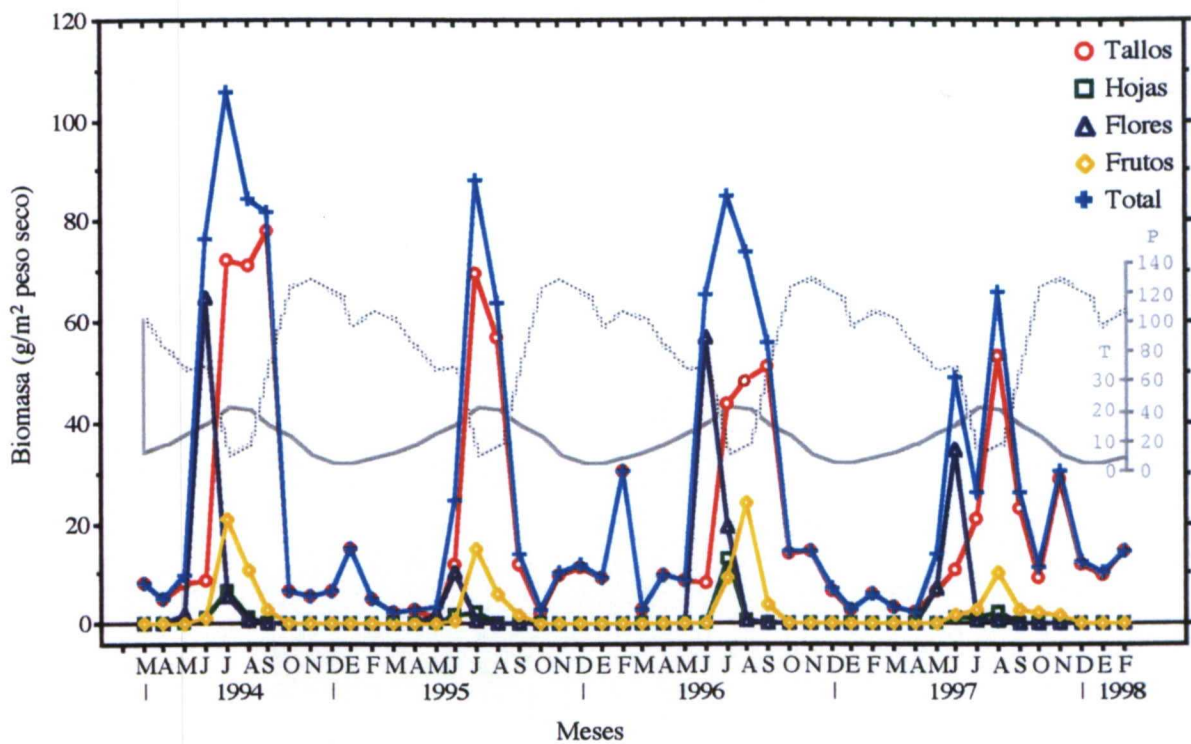


Fig. 22. Desfronde de *Genista cinerea*. P = precipitación (mm) , T= temperatura (° C) — .

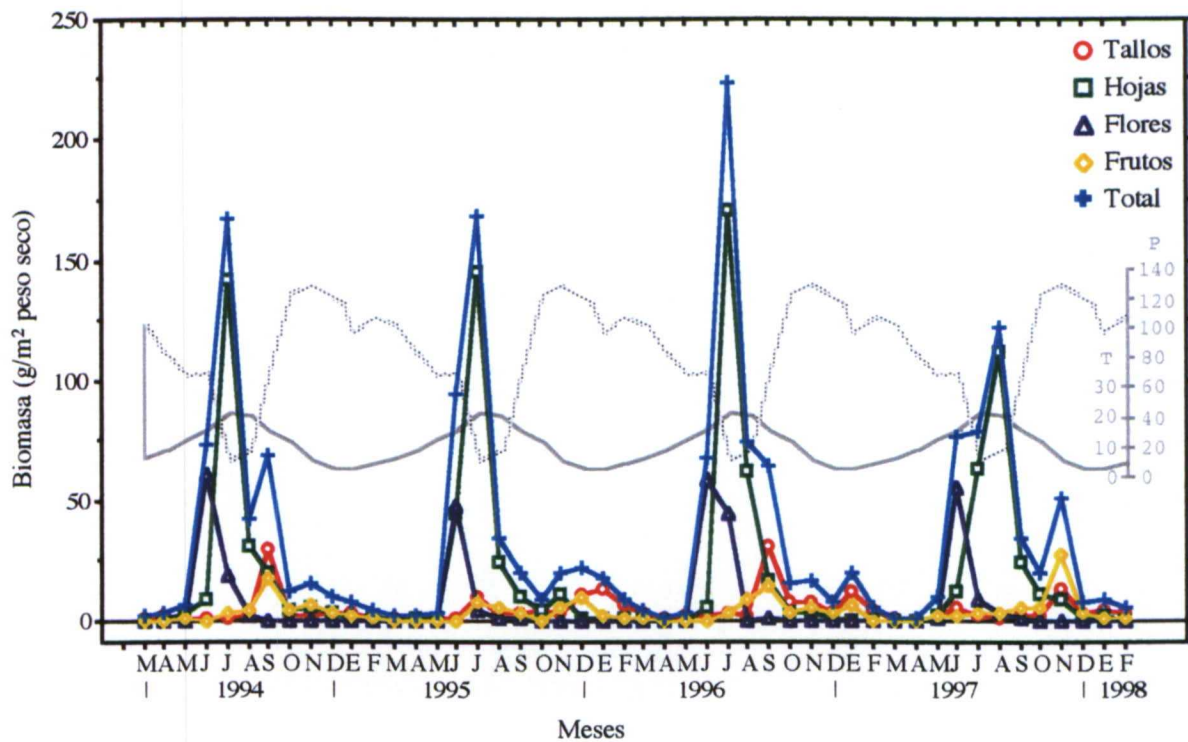


Fig. 23. Desfronde de *Cistus laurifolius*. P = precipitación (mm) , T= temperatura (° C) — .

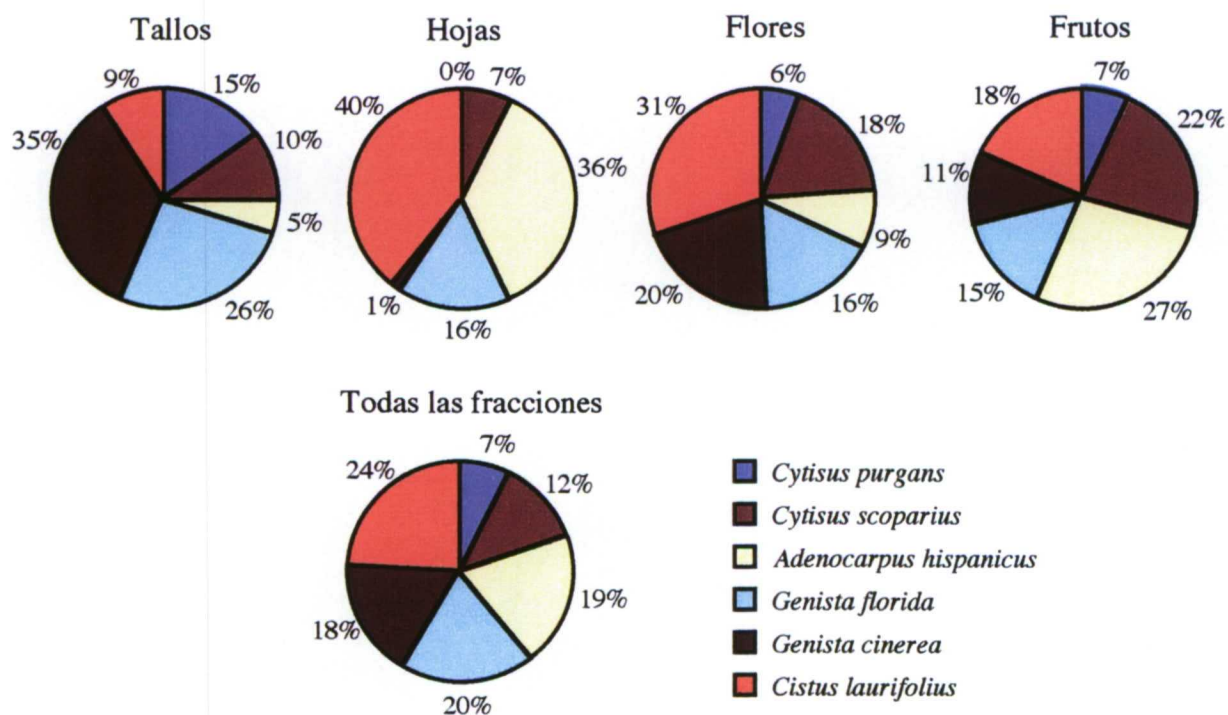
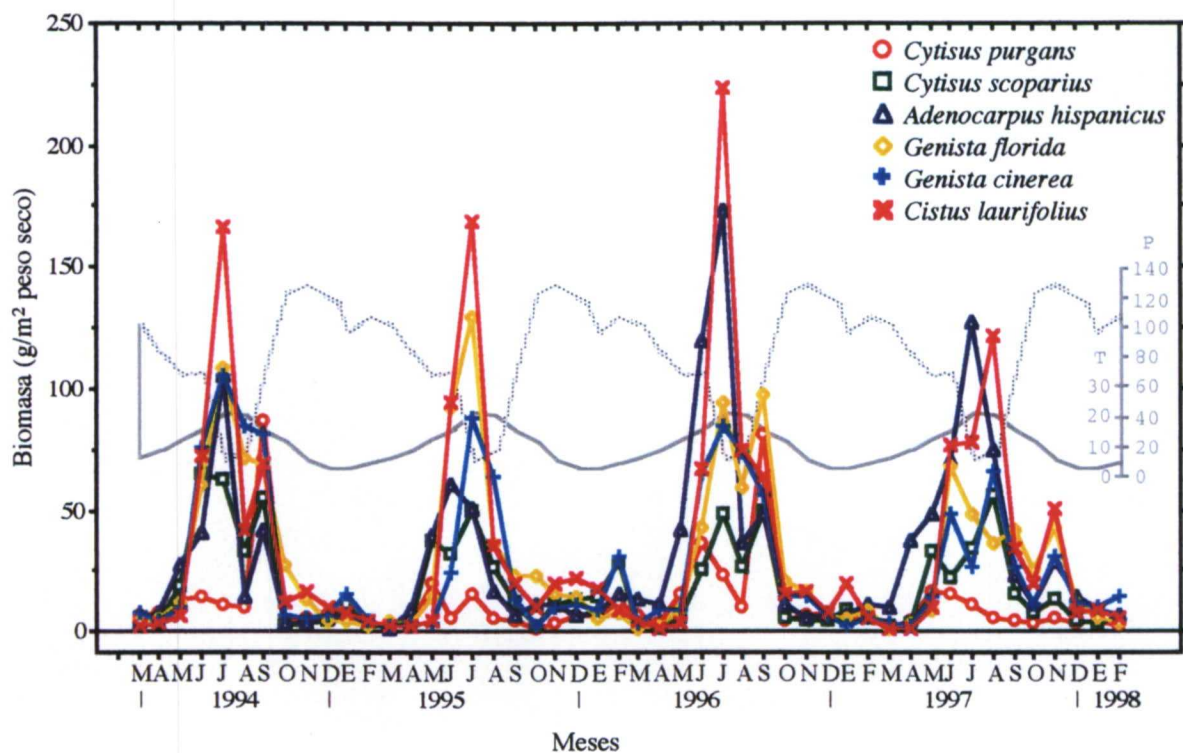


Fig. 25. Contribución de cada una de las 6 especies al desfronde total de las fracciones después de los 4 años de muestreo.

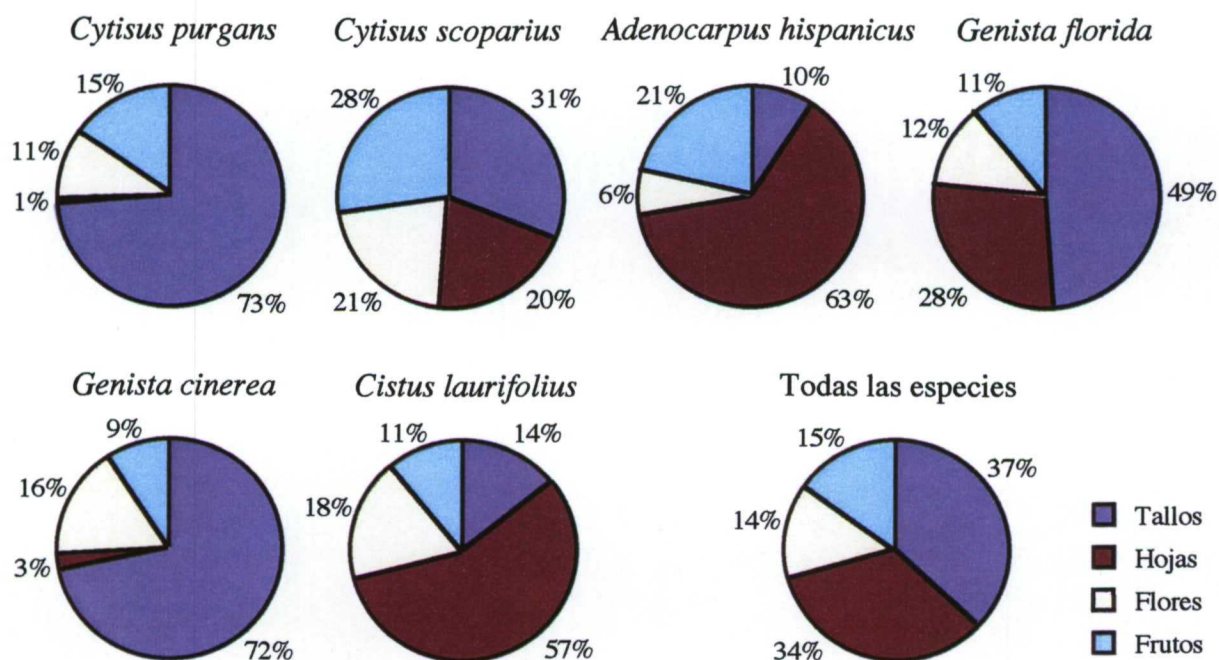


Fig. 26. Fracciones del desfronde total de cada una de las 6 especies después de los 4 años de muestreo.

Los diferentes valores del desfronde de los 6 arbustos (Tab. 14, pág. 73) se compararon entre sí con análisis de la varianza de 2 factores: año y especie, año y fracción y mes y fracción.

El análisis paramétrico de 2 factores, año y especie, dio diferencias significativas únicamente para el factor especie (Tab. 15, pág. 78). Así, el desfronde observado de *C. purgans* fue significativamente menor que el de *A. hispanicus*, *G. florida*, *G. cinerea* y *C. laurifolius*.

El análisis no paramétrico de 2 factores, año y fracción, mostró diferencias significativas para las fracciones y para la interacción (Tab. 16, pág. 79). Según esto, la interacción corrobora que: en *C. purgans*, la fracción observada de tallos del primer y tercer años fueron significativamente mayores que las demás fracciones; en *A. hispanicus*, la fracción de hojas del tercer y cuarto años fueron mayores que el resto de fracciones; en *G. cinerea*, la fracción de tallos del primer año fue mayor que las otras fracciones. Sin embargo, en *C. scoparius*, *G. florida* y *C. laurifolius*, no se detectaron diferencias significativas.

Tab. 15. Análisis de la varianza del desfronde de los 6 arbustos con 2 factores (año y especie), $\alpha = 0.05\%$.

A. Diferencias LSD (Fisher) para el factor especie.

Se indican solo aquellas comparaciones que resultan significativas (* = $P < 0.05$).

Factor	F	P	Diferencias significativas
año	0.608	0.6122	no
especie	3.191	0.0117	sí (A)
interacción	0.186	0.9996	no

A		<i>Adenocarpus hispanicus</i>	<i>Genista florida</i>	<i>Genista cinerea</i>	<i>Cistus laurifolius</i>
	<i>Cytisus purgans</i>	*	*	*	*

Tab. 16. Análisis de la varianza (Kruskal-Wallis) del desfronde de los 6 arbustos con 2 factores (año y fracción). Nivel de significación, 0.05%.

A, B, C. Diferencias HSD (Tukey) para el año en cada una de las fracciones.

Se indican solo aquellas comparaciones que resultan significativas (* = $P < 0.05$).

Año 1 = 03-94 a 02-95, año 2 = 03-95 a 02-96, año 3 = 03-96 a 02-97, año 4 = 03-97 a 02-98.

	Factor	H	P	Diferencias significativas
<i>Cytisus purgans</i>	año	2.493	0.477	no
	fracción	101.751	0.0001	sí
	interacción	108.287	0.0001	sí (A)
<i>Cytisus scoparius</i>	año	0.773	0.856	no
	fracción	44.521	0.0001	sí
	interacción	48.507	0.0001	sí
<i>Adenocarpus hispanicus</i>	año	6.159	0.104	no
	fracción	77.980	0.0001	sí
	interacción	93.318	0.0001	sí (B)
<i>Genista florida</i>	año	0.077	0.994	no
	fracción	73.290	0.0001	sí
	interacción	74.511	0.0001	sí
<i>Genista cinerea</i>	año	0.637	0.888	no
	fracción	87.555	0.0001	sí
	interacción	88.470	0.0001	sí (C)
<i>Cistus laurifolius</i>	año	0.014	1	no
	fracción	39.318	0.0001	sí
	interacción	42.152	0.0001	sí

A

<i>Cytisus purgans</i>										
		Hojas				Flores			Frutos	
		año 1	año 2	año 3	año 4	año 1	año 2	año 4	año 1	año 2
Tallos	año 1	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	año 3	*	*		*					

B

<i>Adenocarpus hispanicus</i>										
		Tallos				Flores				Frutos
		año 1	año 2	año 3	año 4	año 1	año 2	año 3	año 4	año 2
Hojas	año 3		*		*	*	*		*	*
	año 4	*	*	*	*	*	*	*	*	*

C

<i>Genista cinerea</i>											
		Hojas				Flores		Frutos			
		año 1	año 2	año 3	año 4	año 2	año 4	año 1	año 2	año 3	año 4
Tallos	año 1	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*

El análisis paramétrico de 2 factores, mes y especie, solo mostró diferencias significativas para los meses y para las especies pero no para la interacción (Tab. 17, pág. 80). Así, en general, el desfronde medido en junio, julio, agosto y septiembre fue significativamente mayor que el de resto de meses, lo que refleja, como se dijo anteriormente, la estacionalidad de los climas mediterráneos, con los pulsos de desfronde máximo antes de la sequía estival o durante ella (Moro, 1992). Con respecto a las especies, el desfronde observado de *C. purgans* fue significativamente menor que el del resto de arbustos y el de *C. scoparius* y *G. cinerea*, significativamente menor que el de *A. hispanicus*, *G. florida* y *C. laurifolius*.

Tab. 17. Análisis de la varianza del desfronde de los 6 arbustos con 2 factores (mes y especie), $\alpha = 0.05\%$.
A. Diferencias LSD (Fisher) para el factor mes. B. Diferencias LSD (Fisher) para el factor especie.
Se indican solo aquellas comparaciones que resultan significativas (* = $P < 0.05$).
Año 1 = 03-94 a 02-95, año 2 = 03-95 a 02-96, año 3 = 03-96 a 02-97, año 4 = 03-97 a 02-98.

Factor	F	P	Diferencias significativas
mes	7.341	0.0001	sf (A)
especie	9.946	0.0001	sf (B)
interacción	0.400	1	no

A

mes	marzo				abril				mayo				junio				julio				agosto				septiembre				oct.		noviem.			
	año	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	
mayo	1		*		*			*																										
	2	*	*	*	*			*																										
	4	*	*	*	*	*	*	*	*	*																								
junio	1	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*																					
	2	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*																					
	3	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*																					
	4	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*																					
julio	1	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*																				
	2	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*																				
	3	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*																		
	4	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*									*												
agosto	1	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*					*		*														
	2	*	*	*	*	*	*	*	*									*	*	*														
	3	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*							*														
	4	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*					*		*														
sept.	1	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*																					
	2		*	*	*	*		*						*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	3	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*													*								
	4	*	*	*	*	*	*	*	*									*	*	*														
oct.	1													*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	2													*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	3													*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	4		*		*									*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
nov.	1													*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	2													*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	3													*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	4	*	*	*	*	*	*	*	*									*	*	*										*	*	*	*	*
diciem.	1													*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	2													*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	3													*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	4													*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
enero	1													*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	2													*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	3													*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	4													*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
febrero	1									*				*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	2													*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
	3													*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*					

B

	<i>Cytisus scoparius</i>	<i>Adenocarpus hispanicus</i>	<i>Genista florida</i>	<i>Genista cinerea</i>	<i>Cistus laurifolius</i>
<i>Cytisus purgans</i>	*	*	*	*	*
<i>Cytisus scoparius</i>		*	*		*
<i>Adenocarpus hispanicus</i>				*	
<i>Genista florida</i>				*	
<i>Genista cinerea</i>					*

Carbono orgánico

El carbono orgánico fácilmente oxidable de las fracciones del desfronde de los 6 arbustos osciló entre el 27.6% (hojas de *A. hispanicus*) y el 20.9% (frutos de *C. purgans*) (Fig. 27, pág. 81, Apéndice 8, pág. 247). Estos porcentajes son bajos si suponemos que la materia orgánica contiene alrededor de un 50% de carbono orgánico total, como así lo asumen Schlesinger (1977), Nelson & Sommers (1982), McClaugherty *et al.* (1985) y Gallardo & Merino (1993), entre otros muchos autores. Una posible explicación sería que el método analítico empleado en este estudio no ha oxidado la lignina de la hojarasca, que oscila alrededor del 25% del carbono orgánico total (Zeikus, 1997), ya que no es efectivo para este tipo de carbono difícilmente oxidable (Nelson & Sommers, 1982).

Los valores medios del carbono orgánico fácilmente oxidable de los 6 arbustos fueron: 25.6% (*C. scoparius*), 25.5% (*A. hispanicus*), 25.2% (*G. cinerea*), 24.5% (*C. purgans*), 24.4% (*G. florida*) y 22.8% (*C. laurifolius*), y el orden de sus fracciones de desfronde: hojas > flores > tallos > frutos, para las leguminosas y, flores > tallos > hojas > frutos, para la jara. La naturaleza de cada fracción de hojarasca determinó el tamaño de los fragmentos que resultaron del molido y el grado de oxidación del carbono orgánico fácilmente oxidable. Por esto, las fracciones de frutos de los 6 arbustos y de hojas de la cistácea resultaron más duras de moler y oxidar que las fracciones de hojas de las leguminosas y las de flores de todos los arbustos, lo que puede aumentar el error que conlleva cualquier análisis.

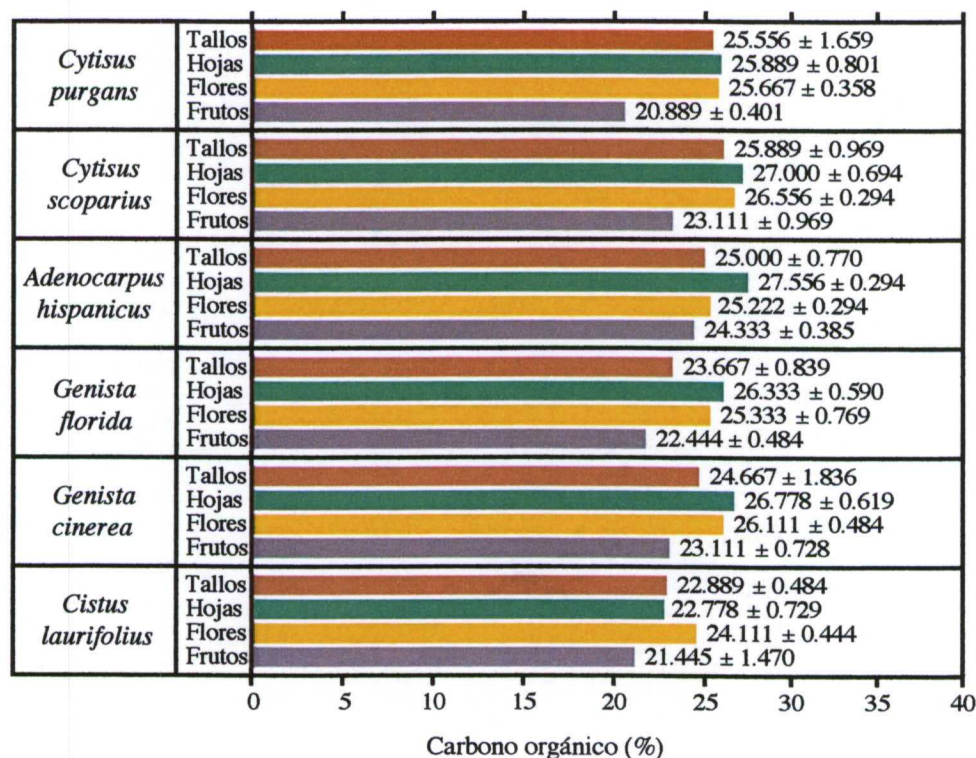


Fig. 27. Carbono orgánico fácilmente oxidable (%) de las fracciones del desfronde de los 6 arbustos. Se indica la media y el error estándar.

La cantidad de carbono orgánico retornada al suelo a través de la hojarasca de los 6 arbustos, expresada en kg/ha.año y calculada con los valores medios del desfronde total anual y del carbono orgánico fácilmente oxidable, fue: 993.2 (*C. laurifolius*), 925.0 (*A. hispanicus*), 866.9 (*G. florida*), 810.0 (*G. cinerea*), 570.9 (*C. scoparius*) y 338.7 (*C. purgans*). Este rango es similar al encontrado por Lousièr & Parkinson (1976), que osciló entre 179.0 (*Populus balsamifera*) y 1060.0 (*Populus tremuloides*), siendo algo mayor al calculado a partir de los datos de Aranda et al. (1990) en choperas de *Populus nigra*, que varió entre 412.1 y 630.5 kg/ha.año, e inferior al registrado por Gil et al. (1999b) en un bosque mixto de *Fagus sylvatica* y *Quercus pyrenaica*, con valores entre 2324 y 2722 kg/ha.año. Estas diferencias se deben, no solo al contenido de carbono orgánico de la hojarasca y a la cantidad de desfronde producido según la especie, la edad y estado fenológico de la planta, sino también a las condiciones medioambientales y a la sensibilidad del método analítico empleado.

Los diferentes valores del carbono fácilmente oxidable del desfronde de los 6 arbustos (Fig. 27, pág. 81) se compararon entre sí por medio de un análisis de la varianza paramétrico de 2 factores, especie y fracción, el cual mostró diferencias significativas para las especies y para las fracciones pero no para la interacción (Tab. 18, pág. 82). Así, el carbono orgánico observado de *C. laurifolius* fue significativamente menor que el del resto de arbustos y el de *G. florida* menor que el de *C. scoparius*. Igualmente, con respecto a cada una de las fracciones, el carbono registrado en las hojas fue significativamente mayor que el de tallos y, el de frutos, menor que el de tallos, hojas y flores.

Tab. 18. Análisis de la varianza del carbono orgánico del desfronde de los 6 arbustos con 2 factores (especie y fracción). Nivel de significación, 0.05%.
A. Diferencias LSD (Fisher) para el factor especie.
B. Diferencias LSD (Fisher) para el factor fracción.
Se indican solo aquellas comparaciones entre medias que resultan significativas (* = $P < 0.05$).

Factor	F	P	Diferencias significativas
especie	6.374	0.0001	sí (A)
fracción	20.610	0.0001	sí (B)
interacción	1.018	0.4538	no

A		<i>Cytisus purgans</i>	<i>Cytisus scoparius</i>	<i>Adenocarpus hispanicus</i>	<i>Genista florida</i>	<i>Genista cinerea</i>
	<i>Genista florida</i>		*			
	<i>Cistus laurifolius</i>	*	*	*	*	*
B		Tallos	Hojas	Flores		
	Hojas	*				
	Frutos	*	*	*		

Nitrógeno total

En los resultados del nitrógeno total del desfronde de los 6 arbustos (Fig. 28, pág. 83, Apéndice 8, pág. 247) se observó una gran diferencia entre la jara (*Cistus laurifolius*) y las leguminosas, así como entre las flores y las demás fracciones, en las leguminosas.

Los porcentajes de nitrógeno total hallados en el presente estudio para las fracciones del desfronde, que oscilaron entre el 5.1% (flores de *A. hispanicus*) y el 0.5% (frutos de *C. laurifolius*), son similares al rango que las plantas tienen comúnmente (0.2 a 4.0%) según la especie, la parte de la planta y la edad (Chapman & Pratt, 1979).

El contenido de nitrógeno total de la hojarasca de hojas de las 5 leguminosas, que va desde el 2.04% (*G. cinerea*) al 2.85% (*C. scoparius*), es parecido al que tienen algunas plantas diazotróficas no leguminosas, que varía entre 2.17% (*Alnus rubra*) y 2.82% (*Alnus incana*) (Silvester, 1977) y es algo superior al valor encontrado por Moro (1992) de 1.54% en *Adenocarpus decorticans*. En cambio, el porcentaje de nitrógeno total de las hojas de la jara (0.64%) presenta una mayor concordancia con el registrado para ciertos arbustos y árboles mediterráneos no diazotróficos, que oscila entre 0.41% (*Halimium halimifolium*) y 1.36% (*Populus nigra*) (Baraqueta & Basagoiti, 1988, Aranda et al., 1990, Gallardo & Merino, 1993, Gil et al., 1999b, Moro & Domingo, 2000).

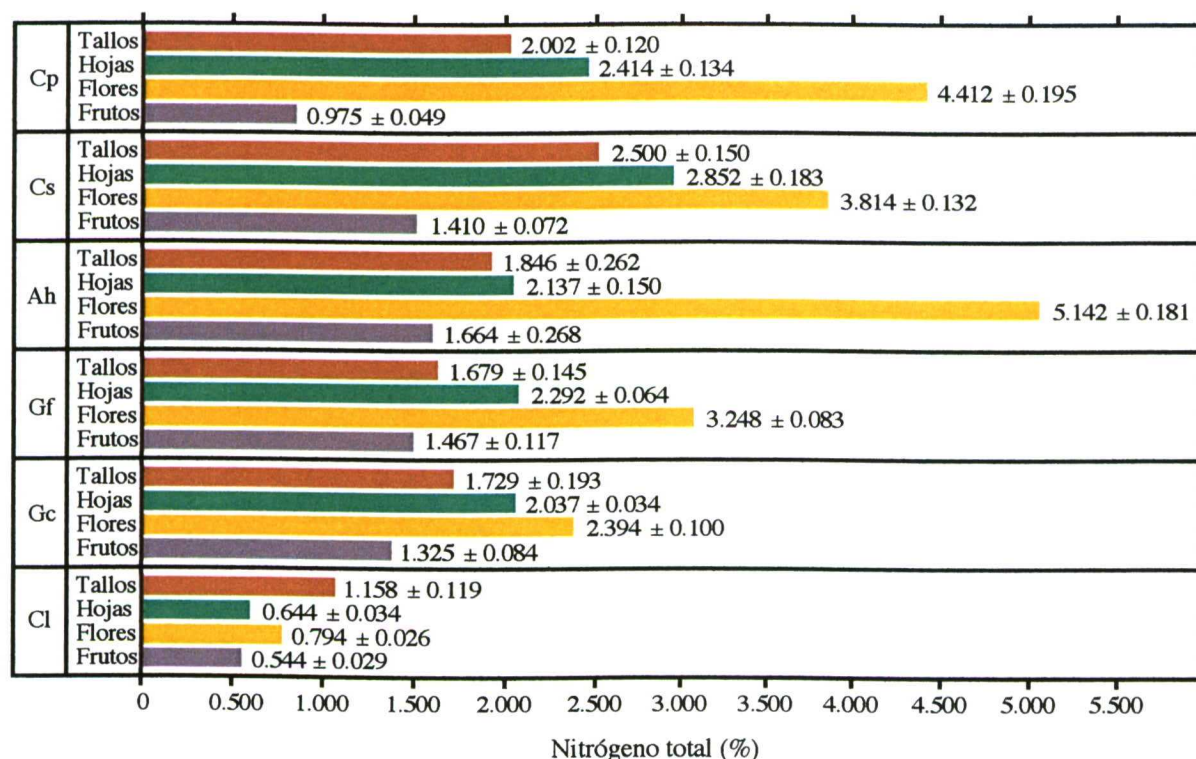


Fig. 28. Nitrógeno total (%) de las fracciones del desfronde de los 6 arbustos. *C. purgans* (Cp), *C. scoparius* (Cs), *A. hispanicus* (Ah), *G. florida* (Gf), *G. cinerea* (Gc) y *C. laurifolius* (Cl). Se indica la media y el error estándar.

Los valores medios de nitrógeno total del desfronde de los 6 arbustos fueron: 2.7% (*A. hispanicus*), 2.6% (*C. scoparius*), 2.4% (*C. purgans*), 2.2% (*G. florida*), 1.9% (*G. cinerea*) y 0.8% (*C. laurifolius*), y el orden de sus fracciones de desfronde: flores > hojas > tallos > frutos, para las leguminosas y, tallos > flores > hojas > frutos, para la jara. Al contrario de lo que sucede con el carbono orgánico, el tamaño del molido de cada fracción de la hojarasca no influyó en el resultado del análisis, ya que la digestión Kjeldhal ataca por igual todos los fragmentos.

El porcentaje de nitrógeno mayor encontrado en flores que en frutos, se debe a que esta fracción está compuesta mayoritariamente por vainas, en las leguminosas, o cápsulas, en la cistácea, y por muy pocas semillas, las cuales alcanzan valores del 2.87% en *Pinus pinaster* y *P. nigra* y superan normalmente el 3% en *Fagus sylvatica* y *Quercus pyrenaica* y el 5% en *Adenocarpus decorticans* (Moro, 1992, Gil et al., 1999b).

La cantidad de nitrógeno total, kg/ha.año, retornada al suelo a través de la hojarasca de los 6 arbustos, calculada con los valores medios del desfronde total anual y del nitrógeno total, fue: 97.9 (*A. hispanicus*), 78.2 (*G. florida*), 61.1 (*G. cinerea*), 58.0 (*C. scoparius*), 34.8 (*C. laurifolius*) y 33.2 (*C. purgans*). Aunque el contenido de nitrógeno del desfronde de las leguminosas es notablemente mayor que el de la jara (Fig. 28, pág. 83), el nitrógeno total retornado al suelo por ésta no se diferencia de aquellas, debido a que la cantidad de desfronde de la cistácea es mayor que el de las leguminosas (Fig. 25, pág. 77).

Los kg/ha.año de nitrógeno retornado al suelo por los 6 arbustos, antes indicados, son similares a los de árboles de hoja caduca de algunos bosques del hemisferio norte, que oscilan entre 30.0-34.0 (*Betula* spp.) y 112.3 (*Alnus rubra*) (Lousier & Parkinson, 1976, Gil et al., 1999b), están en el límite inferior del rango de algunas plantas diazotróficas no leguminosas, que va desde 30 (*Alnus crispa*) a 290 (*Casuarina littoralis*) (Silvester, 1977), son mayores a los encontrados por Moro (1992), con valores de 2.3 (*Cistus laurifolius*) y 18.1 (*Adenocarpus decorticans*), y en general, son algo superiores a los de los bosques mediterráneos, cuyo valor medio es 34.5 (Cole & Rapp, 1981).

El nitrógeno total medido del desfronde de los 6 arbustos (Fig. 28, pág. 83) se comparó mediante un análisis de la varianza paramétrico de 2 factores, especie y fracción, el cual dio diferencias significativas para las especies, fracciones e interacción (Tab. 19, pág. 85). Así, para una fracción en las diferentes especies, el nitrógeno de tallos, hojas, flores y frutos de *C. laurifolius* fue significativamente menor que el del resto de arbustos. En las leguminosas, el nitrógeno de tallos de *C. scoparius* fue mayor que el de los demás arbustos; el de hojas de *C. scoparius* fue mayor el del resto, excepto en *C. purgans*; el de flores de *A. hispanicus* fue mayor el de las otras; y el de frutos de *C. purgans* fue menor que el del resto. Igualmente, para las distintas fracciones de una especie, el nitrógeno de frutos fue significativamente menor que el tallos, hojas y flores en *C. purgans*, *C. scoparius* y *G. cinerea*, que el de hojas y flores en *A. hispanicus* y *G. florida* y que el de tallos y flores en *C. laurifolius*. El de tallos fue menor que el de hojas y flores en *C. purgans* y *G. florida* y que el de flores en *C. scoparius*, *A. hispanicus* y *G. cinerea*. El de hojas fue menor que el de flores en *C. purgans*, *C. scoparius*, *A. hispanicus* y *G. florida*. En *C. laurifolius*, el nitrógeno de tallos fue mayor que el de hojas y flores.

Tab. 19. Análisis de la varianza del nitrógeno total del desfronde de los 6 arbustos con 2 factores (especie y fracción). Nivel de significación, 0.05%.

A₁. Diferencias LSD (Ficher) para la especie en cada una de las fracciones.

A₂. Diferencias LSD (Ficher) para la fracción en cada una de las especies.

Se indican solo aquellas comparaciones que resultan significativas (* = P < 0.05).

Factor	F	P	Diferencias significativas
especie	125.963	0.0001	sf
fracción	194.512	0.0001	sf
interacción	15.676	0.0001	sf (A ₁ , A ₂)

A₁

Tallos					
	<i>Cytisus scoparius</i>	<i>Adenocarpus hispanicus</i>	<i>Genista florida</i>	<i>Genista cinerea</i>	<i>Cistus laurifolius</i>
<i>Cytisus purgans</i>	*				*
<i>Cytisus scoparius</i>		*	*	*	*
<i>Adenocarpus hispanicus</i>					*
<i>Genista florida</i>					*
<i>Genista cinerea</i>					*

Hojas					
	<i>Cytisus purgans</i>	<i>Cytisus scoparius</i>	<i>Adenocarpus hispanicus</i>	<i>Genista florida</i>	<i>Genista cinerea</i>
<i>Adenocarpus hispanicus</i>		*			
<i>Genista florida</i>		*			
<i>Genista cinerea</i>		*			
<i>Cistus laurifolius</i>	*	*	*	*	*

Flores					
	<i>Cytisus scoparius</i>	<i>Adenocarpus hispanicus</i>	<i>Genista florida</i>	<i>Genista cinerea</i>	<i>Cistus laurifolius</i>
<i>Cytisus purgans</i>	*	*	*	*	*
<i>Cytisus scoparius</i>		*	*	*	*
<i>Adenocarpus hispanicus</i>			*	*	*
<i>Genista florida</i>				*	*
<i>Genista cinerea</i>					*

Frutos					
	<i>Cytisus scoparius</i>	<i>Adenocarpus hispanicus</i>	<i>Genista florida</i>	<i>Genista cinerea</i>	<i>Cistus laurifolius</i>
<i>Cytisus purgans</i>	*	*	*	*	*
<i>Cytisus scoparius</i>					*
<i>Adenocarpus hispanicus</i>					*
<i>Genista florida</i>					*
<i>Genista cinerea</i>					*

A₂

<i>Cytisus purgans</i>			
	Tallos	Hojas	Flores
Hojas	*		
Flores	*	*	
Frutos	*	*	*

<i>Cytisus scoparius</i>			
	Tallos	Hojas	Flores
Flores	*	*	
Frutos	*	*	*

<i>Adenocarpus hispanicus</i>			
	Tallos	Hojas	Flores
Flores	*	*	
Frutos		*	*

<i>Genista florida</i>			
	Tallos	Hojas	Flores
Hojas	*		
Flores	*	*	
Frutos		*	*

<i>Genista cinerea</i>			
	Tallos	Hojas	Flores
Flores	*		
Frutos	*	*	*

<i>Cistus laurifolius</i>			
	Hojas	Flores	Frutos
Tallos	*	*	*
Flores			*

Relación C/N

La relación C/N del desfronde de la jara (*Cistus laurifolius*) fue mayor que la de las leguminosas (Fig. 29, pág. 86, Apéndice 8, pág. 247), al contrario de lo que sucedió con el carbono orgánico (Fig. 27, pág. 81) y el nitrógeno total (Fig. 28, pág. 83). Esto es consecuencia del menor contenido de nitrógeno con respecto al carbono en la jara que en las leguminosas.

La relación C/N de las fracciones del desfronde de los 6 arbustos osciló entre 4.9 (flores de *A. hispanicus*) y 39.4 (frutos de *C. laurifolius*). La relación C/N de las hojas, que varió entre 9.6 (*C. scoparius*) y 35.4 (*C. laurifolius*), es inferior a las calculadas a partir de los datos de Aranda *et al.* (1990) en una chopera de *Populus nigra*, con valores de 36.0 a 42.4, y de Gil *et al.* (1999b) en un bosque mixto de *Fagus sylvatica* y *Quercus pyrenaica*, con un promedio de 50.1, y está comprendida en el rango encontrado por Pérez Hernández (1996) en una ripisilva del río Sorbe (Guadalajara), con cifras de 8.0 para *Alnus glutinosa*, 36.0 para *Fraxinus angustifolia* y 76.4 para *Populus alba*.

Los valores medios de la relación C/N de los 6 arbustos fueron: 10.9 (*C. scoparius*), 11.8 (*A. hispanicus*), 12.3 (*G. florida*), 12.8 (*C. purgans*), 14.1 (*G. cinerea*) y 31.4 (*C. laurifolius*), y el orden de sus fracciones de desfronde: frutos > tallos > hojas > flores, para las leguminosas y, frutos > hojas > flores > tallos, para la jara. La relación C/N menor en las flores de las leguminosas y en los tallos de la jara, es debida al mayor contenido de nitrógeno que presentan estas fracciones (Fig. 28, pág. 83), lo que refleja un comportamiento distinto en el almacenamiento del nitrógeno de las leguminosas y la cistácea.

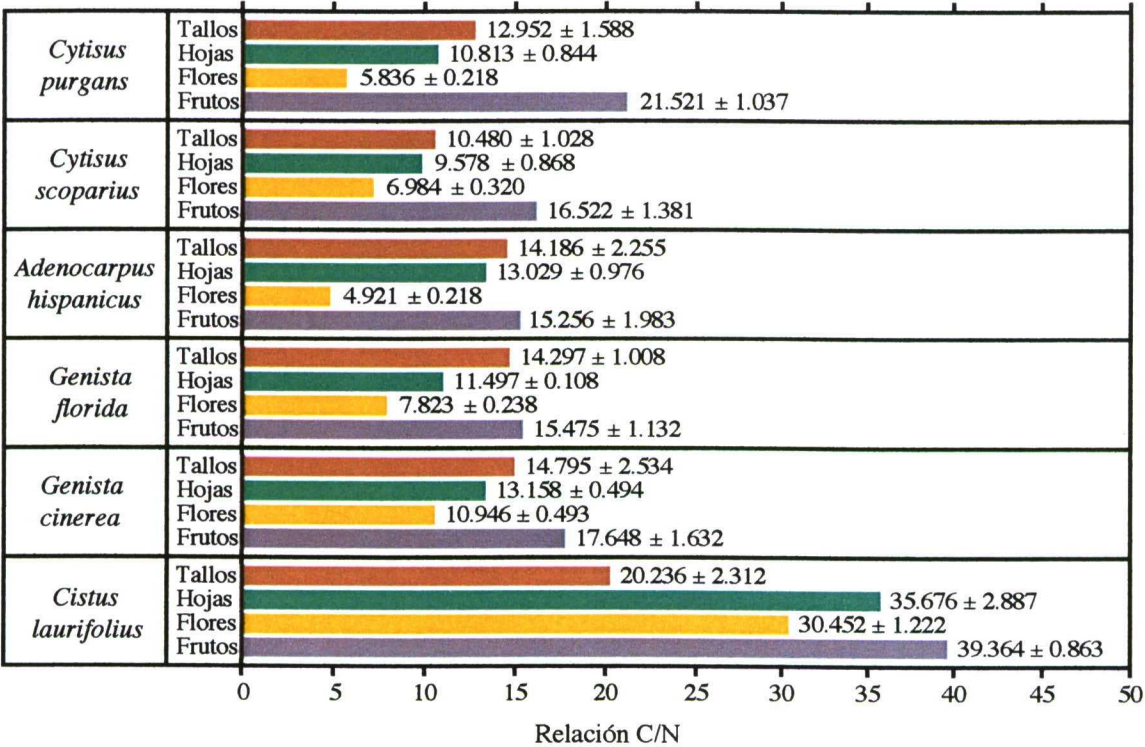


Fig. 29. Relación C/N de las fracciones del desfronde de los 6 arbustos. Se indica la media y el error estándar.

Con objeto de comprobar los valores obtenidos del cociente C/N del desfronde de los 6 arbustos (Fig. 29, pág. 86) se compararon entre sí por medio de un análisis de la varianza paramétrico de 2 factores, especie y fracción, el cual dio diferencias significativas para las especies, fracciones e interacción (Tab. 20, pág. 88). Según esto, para una fracción en las diferentes especies, la relación C/N de tallos, hojas, flores y frutos de *C. laurifolius* fue significativamente mayor que la del resto de arbustos. En las leguminosas, la relación C/N de tallos de *C. scoparius* fue menor que la de las demás, excepto en *C. purgans*; la de hojas de *C. scoparius* fue menor que la de *A. hispanicus* y *G. cinerea*; la de flores de *G. cinerea* fue mayor que la del resto y la de *A. hispanicus* menor que la de *G. florida*, y la de frutos de *C. purgans* mayor que la de frutos de *C. scoparius*, *A. hispanicus* y *G. florida*. Asimismo, para las distintas fracciones de una especie, la relación C/N de frutos fue mayor que la de tallos, hojas y flores en *C. purgans* y *C. scoparius*, que la de hojas y flores en *G. florida* y *G. cinerea*, que la de flores en *A. hispanicus* y que la de tallos y flores en *C. laurifolius*. La relación C/N de la fracción de tallos fue significativamente mayor que la de hojas en todas las leguminosas. La fracción de hojas fue mayor que la de flores en *C. purgans*, *A. hispanicus* y *G. florida*. En *C. laurifolius*, la relación C/N de hojas y flores fue significativamente mayor que la de tallos.

Según las relaciones C/N obtenidas, la hojarasca de las leguminosas tendría mayor porcentaje de mineralización de nitrógeno que la de la jara, ya que este porcentaje se correlaciona negativamente con la relación C/N (De Neve & Hofman, 1996). Asimismo, la relación C/N del desfronde de las leguminosas, inferior a 25, indica que su hojarasca produce más mineralización que humificación, mientras que la de la cistácea supera el umbral de la mineralización, dando lugar a humificación neta (Duchaufour, 1987). Sin embargo, *C. laurifolius* con la tasa mínima de reciclado de nitrógeno, pero la relación C/N máxima, tendría mayor eficiencia en el uso del nitrógeno que el resto de arbustos (Schimel *et al.*, 1997), lo cual explica que almacene más nitrógeno en los tallos, debido su comportamiento conservador del nitrógeno, con mayor retraslocación y eficiencia en su uso que las leguminosas (Moro, 1992).

La gran eficiencia en la reabsorción de nitrógeno de *C. laurifolius* y otras especies, principalmente coníferas, es un mecanismo de protección para minimizar la pérdida de nutrientes (Baraqueta & Basagoiti, 1988) que las capacita para hacer frente al estrés ambiental característico de áreas montañosas mediterráneas, debido a sus ciclos del carbono y nitrógeno cerrados y autorregulados. Por el contrario, las leguminosas muestran una estrategia opuesta y, aunque coexisten en el tiempo y en el espacio con la cistácea, colonizan principalmente micrositios más fértiles y profundos (Moro *et al.*, 1996, Moro & Domingo, 2000). Sin embargo, aunque la jara tiene mayor poder de colonización que las leguminosas, éstas una vez instaladas, aceleran el ciclo de nutrientes y enriquecen el suelo con más eficacia que la cistácea.

La reabsorción y ahorro de nitrógeno menores de las 5 leguminosas podrían estar relacionadas con su condición de fijadoras de nitrógeno, como se ha constatado por el contenido alto de nitrógeno total que presentan las fracciones del desfronde y por la existencia de nódulos radicales (Capítulo 4, pág. 54), cuya apariencia, turgentes y teñidos de rojo por la leghemoglobina, indica que deben ser fijadores activos de nitrógeno atmosférico.

Tab. 20. Análisis de la varianza de la relación C/N del desfronde de los 6 arbustos con 2 factores (especie y fracción). Nivel de significación, 0.05%.

A₁. Diferencias LSD (Fisher) para la especie en cada una de las fracciones.

A₂. Diferencias LSD (Fisher) para la fracción en cada una de las especies.

Se indican solo aquellas comparaciones que resultan significativas (* = P < 0.05).

Factor	F	P	Diferencias significativas
especie	106.678	0.0001	sf
fracción	63.912	0.0001	sf
interacción	6.807	0.0001	sf (A ₁ , A ₂)

A ₁	Tallos					
		<i>Cytisus purgans</i>	<i>Cytisus scoparius</i>	<i>Adenocarpus hispanicus</i>	<i>Genista florida</i>	<i>Genista cinerea</i>
	<i>Adenocarpus hispanicus</i>		*			
	<i>Genista florida</i>		*			
	<i>Genista cinerea</i>		*			
	<i>Cistus laurifolius</i>	*	*	*	*	*
	Hojas					
		<i>Cytisus purgans</i>	<i>Cytisus scoparius</i>	<i>Adenocarpus hispanicus</i>	<i>Genista florida</i>	<i>Genista cinerea</i>
	<i>Adenocarpus hispanicus</i>		*			
	<i>Genista cinerea</i>		*			
	<i>Cistus laurifolius</i>	*	*	*	*	*
	Flores					
		<i>Cytisus purgans</i>	<i>Cytisus scoparius</i>	<i>Adenocarpus hispanicus</i>	<i>Genista florida</i>	<i>Genista cinerea</i>
	<i>Genista florida</i>			*		
	<i>Genista cinerea</i>	*	*	*	*	
	<i>Cistus laurifolius</i>	*	*	*	*	*
	Frutos					
		<i>Cytisus purgans</i>	<i>Cytisus scoparius</i>	<i>Adenocarpus hispanicus</i>	<i>Genista florida</i>	<i>Genista cinerea</i>
	<i>Cytisus scoparius</i>	*				
	<i>Adenocarpus hispanicus</i>	*				
	<i>Genista florida</i>	*				
	<i>Cistus laurifolius</i>	*	*	*	*	*

A ₂	<i>Cytisus purgans</i>				<i>Cytisus scoparius</i>				<i>Adenocarpus hispanicus</i>			
		Tallos	Hojas	Flores		Tallos	Hojas	Flores		Tallos	Hojas	Flores
	Flores	*	*		Flores	*			Flores	*	*	
	Frutos	*	*	*	Frutos	*	*	*	Frutos			*
	<i>Genista florida</i>				<i>Genista cinerea</i>				<i>Cistus laurifolius</i>			
		Tallos	Hojas	Flores		Tallos	Hojas	Flores		Hojas	Flores	Frutos
	Flores	*	*		Flores	*			Tallos	*	*	*
	Frutos		*	*	Frutos		*	*	Flores			*

Descomposición de la hojarasca

Variación de la masa

La masa remanente de la hojarasca de los 6 arbustos, enterrada durante 779 días y recogida cada 2 meses (Tab. 21, pág. 90, Fig. 30, pág. 90, Apéndice 10, pág. 249), mostró una tendencia general a la disminución, con una fase inicial de caída rápida durante los 2 primeros meses, seguida de una segunda fase caracterizada por un descenso más lento, con subidas y bajadas, hasta el final del periodo de enterramiento. En la Tab. 22 (pág. 91) aparecen las tasas de descomposición de la hojarasca de cada uno de los 6 arbustos, calculadas con el modelo exponencial simple, a partir de las masas remanentes registradas durante el periodo de enterramiento, en las cuales se puede observar estas 2 fases de diferente velocidad de descomposición. Este descenso bifásico, primero rápido y después lento en forma de dientes de sierra se observa, no solo en la descomposición de la hojarasca de árboles y arbustos (Moro, 1992, Gallardo & Merino, 1993, O'Connell, 1997, Gil *et al.*, 1999), sino también en la de pastos (Biederbeck *et al.*, 1974, Oliver *et al.*, 2001). Dichas variaciones en dientes de sierra, a veces no son tan claras cuando, como en nuestro caso en *C. laurifolius* y en algunos tramos de los otros arbustos, los muestreos se efectúan cada 2 meses (Oliver *et al.*, 2000).

La pérdida de masa ocurrida a lo largo de los 2 primeros meses, que reflejan las tasas altas de descomposición obtenidas en esta primera fase, está causada por el lavado de los constituyentes solubles (Schlesinger, 1985, Vinton & Burke, 1997) y por el consumo por la microflora y fauna del suelo del material lábil de la hojarasca (Smolander *et al.*, 1996). Además, la coincidencia del periodo de precipitaciones altas con el comienzo del proceso de descomposición, seguramente incrementó el lavado en esta fase inicial.

La cantidad relativa de cada una de las fracciones de la hojarasca (Tab. 13, pág. 68) y su dureza y contenido inicial en nitrógeno, también influyen en la pérdida rápida de masa de la fase inicial (Gallardo & Merino, 1993, Gil *et al.*, 1999b). Así, los tallos y frutos (vainas), en las leguminosas y las hojas y frutos (cápsulas) en la cistácea, con menor nitrógeno total inicial (Fig. 28, pág. 83) y mayor dureza, serían más difícilmente degradables que las hojas y flores de las leguminosas y que los tallos y flores de la cistácea (Gosz, 1984, Lundmark-Thelin & Johansson, 1997). En esta primera recogida se detectó que *G. florida* fue la que perdió más peso, mientras que *C. laurifolius* la que menos, lo que estaría de acuerdo con lo dicho anteriormente.

Tal como encontraron Gallardo y Merino (1993), la pérdida de materiales solubles en esta primera fase, en la que predomina el lavado, no se correlacionó significativamente con el contenido inicial de carbono orgánico, nitrógeno total y relación C/N, ya que las regresiones lineales efectuadas no fueron significativas ($P > 0.05$). Sin embargo, el grado de ajuste que presentó la relación C/N ($F = 5.957$, $R = 0.773$, $R^2 = 0.598$, $P = 0.0711$), indica que, para los 6 arbustos estudiados, cuando disminuye el cociente C/N, aumenta la pérdida de masa en la fase inicial de descomposición.

Tab. 21. Masa remanente (g peso seco) de la descomposición de la hojarasca de los 6 arbustos durante el periodo de enterramiento. Se indica la media y el error estándar.

Días	<i>C.purgans</i>	<i>C.scoparius</i>	<i>A.hispanicus</i>	<i>G.florida</i>	<i>G.cinerea</i>	<i>C.laurifolius</i>
0	10.000 ± 0.000	10.000 ± 0.000	10.000 ± 0.000	10.000 ± 0.000	10.000 ± 0.000	10.000 ± 0.000
59	7.128 ± 0.165	7.070 ± 0.040	7.338 ± 0.254	6.403 ± 0.311	7.502 ± 0.224	8.133 ± 0.172
122	7.102 ± 0.183	6.713 ± 0.353	6.821 ± 0.338	5.281 ± 0.181	6.475 ± 0.418	8.025 ± 0.270
179	5.925 ± 0.125	6.139 ± 0.291	5.626 ± 0.068	4.249 ± 0.368	5.682 ± 0.357	7.134 ± 0.153
240	5.762 ± 0.151	5.018 ± 0.400	5.659 ± 0.226	4.830 ± 0.191	4.512 ± 0.313	6.911 ± 0.084
300	5.795 ± 0.177	5.076 ± 0.714	5.216 ± 0.149	3.723 ± 0.311	4.256 ± 0.364	6.063 ± 0.277
359	5.468 ± 0.519	5.321 ± 0.371	5.064 ± 0.130	3.612 ± 0.457	4.228 ± 0.645	5.925 ± 0.171
419	4.949 ± 0.170	4.207 ± 0.041	4.729 ± 0.034	4.046 ± 0.062	3.468 ± 0.299	6.132 ± 0.318
478	4.457 ± 0.342	4.674 ± 0.038	4.423 ± 0.177	3.008 ± 0.201	4.438 ± 0.379	5.947 ± 0.074
537	5.132 ± 0.131	4.358 ± 0.213	3.046 ± 0.242	3.276 ± 0.535	3.855 ± 0.393	5.489 ± 0.187
597	4.096 ± 0.175	3.557 ± 0.176	3.118 ± 0.387	3.079 ± 0.075	3.255 ± 0.353	5.072 ± 0.220
658	4.229 ± 0.168	3.632 ± 0.170	3.491 ± 0.171	2.576 ± 0.304	3.163 ± 0.414	4.622 ± 0.049
719	4.199 ± 0.104	3.841 ± 0.161	2.987 ± 0.085	3.065 ± 0.311	2.821 ± 0.039	4.696 ± 0.108
779	3.823 ± 0.060	2.855 ± 0.051	2.038 ± 0.045	2.186 ± 0.144	2.930 ± 0.083	3.481 ± 0.151

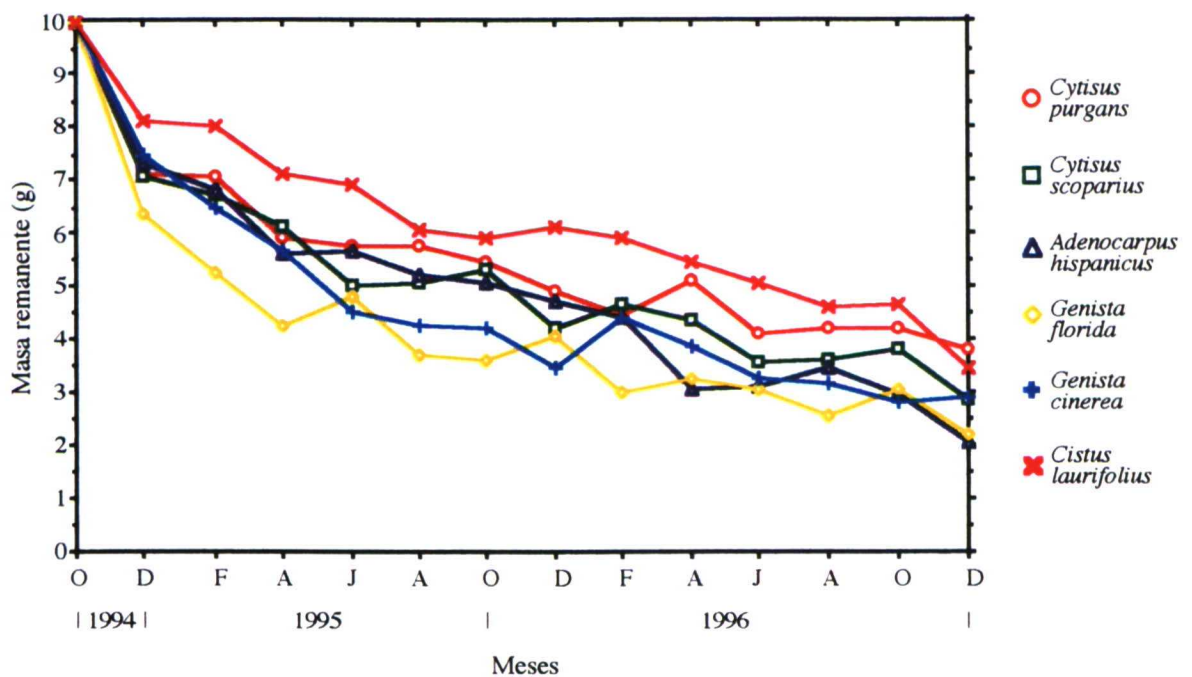


Fig. 30. Masa remanente (g peso seco) de la descomposición de la hojarasca de los 6 arbustos.

Tab. 22. Tasas de descomposición (año⁻¹) de la hojarasca de los 6 arbustos halladas a partir de las masas remanentes según el modelo exponencial simple. Se indica la media y el error estándar.

Días	<i>C.purgans</i>	<i>C.scoparius</i>	<i>A.hispanicus</i>	<i>G.florida</i>	<i>G.cinerea</i>	<i>C.laurifolius</i>
59	2.090 ± 0.144	2.140 ± 0.035	1.911 ± 0.210	2.752 ± 0.302	1.772 ± 0.186	1.276 ± 0.132
122	1.025 ± 0.078	1.193 ± 0.160	1.145 ± 0.144	1.912 ± 0.104	1.301 ± 0.186	0.659 ± 0.099
179	1.068 ± 0.043	0.996 ± 0.095	1.174 ± 0.025	1.747 ± 0.182	1.154 ± 0.131	0.689 ± 0.044
240	0.839 ± 0.040	1.049 ± 0.123	0.867 ± 0.060	1.108 ± 0.060	1.211 ± 0.192	0.562 ± 0.018
300	0.664 ± 0.038	0.825 ± 0.182	0.792 ± 0.035	1.202 ± 0.105	1.039 ± 0.099	0.609 ± 0.057
359	0.613 ± 0.100	0.641 ± 0.072	0.691 ± 0.026	1.035 ± 0.130	0.875 ± 0.144	0.532 ± 0.029
419	0.613 ± 0.030	0.754 ± 0.009	0.652 ± 0.006	0.788 ± 0.013	0.922 ± 0.076	0.426 ± 0.045
478	0.617 ± 0.057	0.581 ± 0.006	0.623 ± 0.031	0.917 ± 0.050	0.620 ± 0.065	0.397 ± 0.010
537	0.453 ± 0.017	0.565 ± 0.033	0.808 ± 0.056	0.759 ± 0.107	0.648 ± 0.073	0.408 ± 0.023
597	0.546 ± 0.026	0.632 ± 0.021	0.712 ± 0.076	0.720 ± 0.015	0.686 ± 0.065	0.415 ± 0.026
658	0.477 ± 0.022	0.562 ± 0.026	0.584 ± 0.027	0.752 ± 0.062	0.638 ± 0.071	0.428 ± 0.006
719	0.440 ± 0.013	0.486 ± 0.022	0.613 ± 0.014	0.600 ± 0.052	0.642 ± 0.007	0.384 ± 0.012
779	0.451 ± 0.007	0.587 ± 0.008	0.745 ± 0.010	0.712 ± 0.024	0.575 ± 0.013	0.494 ± 0.021

En la segunda fase del proceso de descomposición, que comienza al final de los 2 primeros meses, la pérdida de masa es menor y, por lo tanto, la tasa de descomposición es más lenta, probablemente debido a que el material resistente prevalece sobre el lábil (McClaugherty & Berg, 1987, Vanlauwe *et al.*, 1997, Almendros *et al.*, 2000) y a que el nitrógeno y la lignina se acumulan en la hojarasca remanente (Schlesinger, 1985). El porcentaje de masa perdida al inicio de esta fase coincide con lo encontrado por McLaugherty & Berg (1987), quienes afirman que esta fase comienza cuando la hojarasca ha perdido alrededor de un 30% de su masa inicial y que, así como la primera fase de descomposición está regulada por su contenido en sustancias solubles, la segunda está controlada por la lignina. Hay que tener en cuenta también que las leguminosas contienen mucha lignina (Pérez Corona *et al.*, 1995), muy resistente a la degradación (Van Soest, 1963).

Las regresiones lineales efectuadas entre las masas remanentes obtenidas en la última recogida y los contenidos iniciales de carbono orgánico, nitrógeno total y relación C/N de la hojarasca de los 6 arbustos tampoco fueron significativas, tal como encontraron Gallardo y Merino (1993). Esta falta de relación se debe a que, a medida que avanza la descomposición, cambian las variables que controlan el proceso, como los contenidos de ligninas, celulosas, hemicelulosas, ceras y proteínas (Oliver *et al.*, 2001) y, por lo tanto, las características iniciales de la hojarasca tienen menor capacidad de predecir la pérdida de masa en el tiempo (Heal *et al.*, 1997, Gallardo & Merino, 1999).

Por otro lado, en las leguminosas se observó que, cuanto mayor era el porcentaje inicial de la fracción de hojas (Tab. 13, pág. 68), mayor era la pérdida de masa al final del periodo de enterramiento. Así, *A. hispanicus*, seguida por *G. florida* fueron las que más masa perdieron al final, mientras que *C. purgans*, la que menos. La cistácea no presentó esta relación, ya que sus hojas son mucho más coriáceas que las de las leguminosas.

Aunque hay una tendencia general a la disminución, como se ha visto, se registraron algunos aumentos en la masa remanente de la hojarasca en las sucesivas recogidas, principalmente en junio de 1995 para *G. florida*, en febrero de 1996 para *C. scoparius* y *G. cinerea*, en agosto de 1996 para *C. purgans* y *A. hispanicus* y en diciembre de 1995 para *C. laurifolius* (Fig. 30, pág. 90). Estos incrementos pueden derivar de distintas fuentes de contaminación, como la acumulación de polvo o el aumento de la biomasa de heterótrofos asociados a la hojarasca (Klemmedson *et al.*, 1985). También influye la manipulación de las muestras, el diseño del método empleado y la aleatoriedad del proceso de descomposición causada por la variabilidad, a lo largo del periodo de muestreo, de las condiciones ambientales (climáticas y edáficas), de la composición química de la hojarasca y de los microorganismos descomponedores (Lousier & Parkinson, 1976, Schlesinger, 1977, McClaugherty *et al.*, 1985, Gallardo & Merino, 1993, Belyea, 1996, Smolander *et al.*, 1996). Además, procesos aleatorios en el ataque de la mesofauna, la introducción desigual de raíces en las bolsas con los microorganismos rizosféricos y la variabilidad y cantidad de micronichos donde compiten las comunidades microbianas edáficas que aparecen en una superficie de suelo relativamente reducida, también influyen (Aranda *et al.*, 1990). Conviene señalar también que el intervalo de tiempo transcurrido entre cada recogida puede amortiguar o amplificar los dientes de sierra que aparecen en las gráficas.

Las tasas de descomposición de la hojarasca, calculadas según Olson (1963), de la última recogida (Fig. 31, pág. 93), oscilaron entre 0.451 (*C. purgans*) y 0.745 (*A. hispanicus*). Estas tasas están comprendidas en el rango general de las estimaciones de k , que varía entre valores altos ($k = 4.0$) en bosques tropicales, a bajos ($k = 0.009$) en pinares situados a 3000 m de altitud (Olson, 1963) e igualmente, se encuentran dentro del intervalo registrado para especies leñosas de ciertas regiones del mundo (Tab. 12, pág. 66). Se corresponden con los valores de algunos árboles caducifolios del hemisferio norte, que van desde 0.113 (*Populus tremuloides*) a 1.152 (*Cornus florida*) (Lousier & Parkinson, 1976), y son algo superiores a las de especies de *Quercus* medidas, que varían entre 0.17 (*Q. lusitanica*) y 0.34 (*Q. pyrenaica*), y otros arbustos y árboles mediterráneos, que van desde 0.14 (*Cistus libanotis*) a 0.44 (*Fraxinus angustifolia*) (Gallardo & Merino, 1993).

Asimismo, estas tasas superan a las obtenidas por Moro (1992) en la Sierra de Filabres (Almería) para *Cistus laurifolius* y *Adenocarpus decorticans*. Esto podría deberse, entre otras causas, a la mayor altitud (1700 m) y menor precipitación anual (700 mm) de esa zona que limitan la actividad de los microorganismos descomponedores (Hunt, 1977) y al empleo de hojarasca constituida solo por hojas, ya que la mezcla de tallos, hojas, flores y frutos se descompone más rápidamente, al satisfacer mejor las demandas de los organismos descomponedores por la mayor diversidad de constituyentes orgánicos (Byard *et al.*, 1996).

En la Fig. 31 (pág. 93) se muestra también la pérdida teórica de masa de los 6 arbustos a lo largo del periodo de enterramiento, calculada con el modelo exponencial simple negativo ($X_t = X_0 \cdot e^{-Kt}$) a partir de la masa inicial y de la tasa de descomposición obtenida en el último muestreo. Asumiendo que las tasas de descomposición registradas en la última recogida no

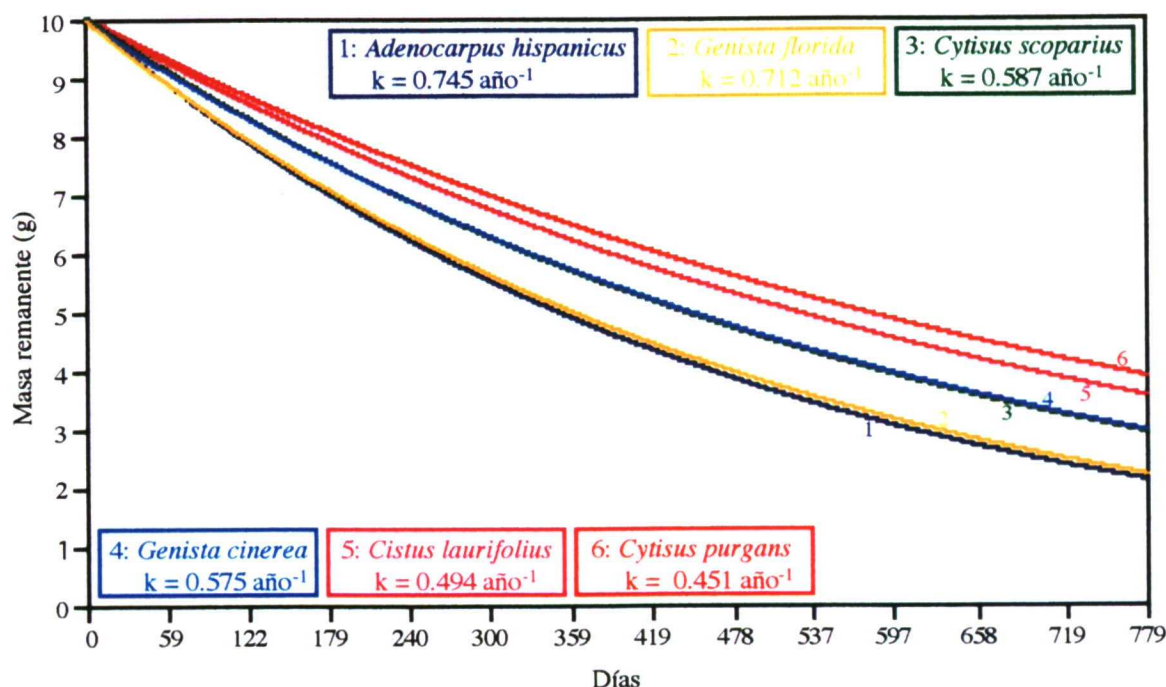


Fig. 31. Masas remanentes en el tiempo de la descomposición de la hojarasca de los 6 arbustos halladas a partir de las tasas de descomposición (k) del modelo exponencial simple.

cambien hasta el final del proceso de descomposición, se calculó el tiempo teórico necesario para que se descomponga el 50%, 90%, 95% y 99.99% de la hojarasca (Tab. 23, pág. 93). El tiempo transcurrido en descomponer el 50% de la masa inicial de la hojarasca, denominado vida media y equivalente a $0.693/k$, es un parámetro descriptivo útil para comparar la duración del proceso de descomposición, incluso en los casos donde no es aplicable estrictamente un modelo exponencial (Olson, 1963). Según esto, la hojarasca de *C. purgans* sería la que tarda más en descomponerse, mientras que la de *A. hispanicus* la que menos. Ello sugiere que, además de las características propias de cada arbusto, el porcentaje de hojas en la hojarasca inicial, excepto para *C. laurifolius*, domina sobre las demás fracciones en el control de la velocidad de descomposición, ya que, como se dijo antes, la pérdida de masa en las leguminosas al final del periodo de enterramiento aumentó con el porcentaje inicial de la fracción de hojas.

Tab. 23. Tiempo (años) necesario para la descomposición de la hojarasca de los 6 arbustos hallado a partir de las tasas de descomposición del modelo exponencial simple.

	Tiempo de descomposición (años)			
<i>Cytisus purgans</i>	1.54	5.11	6.65	20.43
<i>Cistus laurifolius</i>	1.41	4.67	6.07	18.65
<i>Genista cinerea</i>	1.21	4.01	5.21	16.02
<i>Cytisus scoparius</i>	1.19	3.93	5.11	15.70
<i>Genista florida</i>	0.98	3.24	4.21	12.94
<i>Adenocarpus hispanicus</i> ..	0.93	3.10	4.02	12.37
Masa remanente (g).....	< 5	< 1	< 0.5	< 0.001
Masa descompuesta (%)...	> 50	> 90	> 95	> 99.99

Las regresiones exponenciales entre las masas remanentes de la hojarasca enterrada y el tiempo transcurrido en años (Fig. 32, pág. 94) siguieron el modelo exponencial simple negativo ($X_t = X_0 \cdot e^{-Kt}$), con un grado de ajuste significativo ($P < 0.05$) en los 6 arbustos. Según los valores de R^2 , que oscilaron entre 0.836 (*G. florida*) y 0.928 (*C. laurifolius*), este modelo exponencial explica entre el 83.6% y el 92.8% de la variación de la pérdida de masa con el tiempo. El mejor grado de ajuste obtenido por *C. laurifolius* indica que, a lo largo del proceso, la descomposición de su hojarasca es más homogénea que la de las leguminosas, posiblemente debido a la dureza de sus hojas.

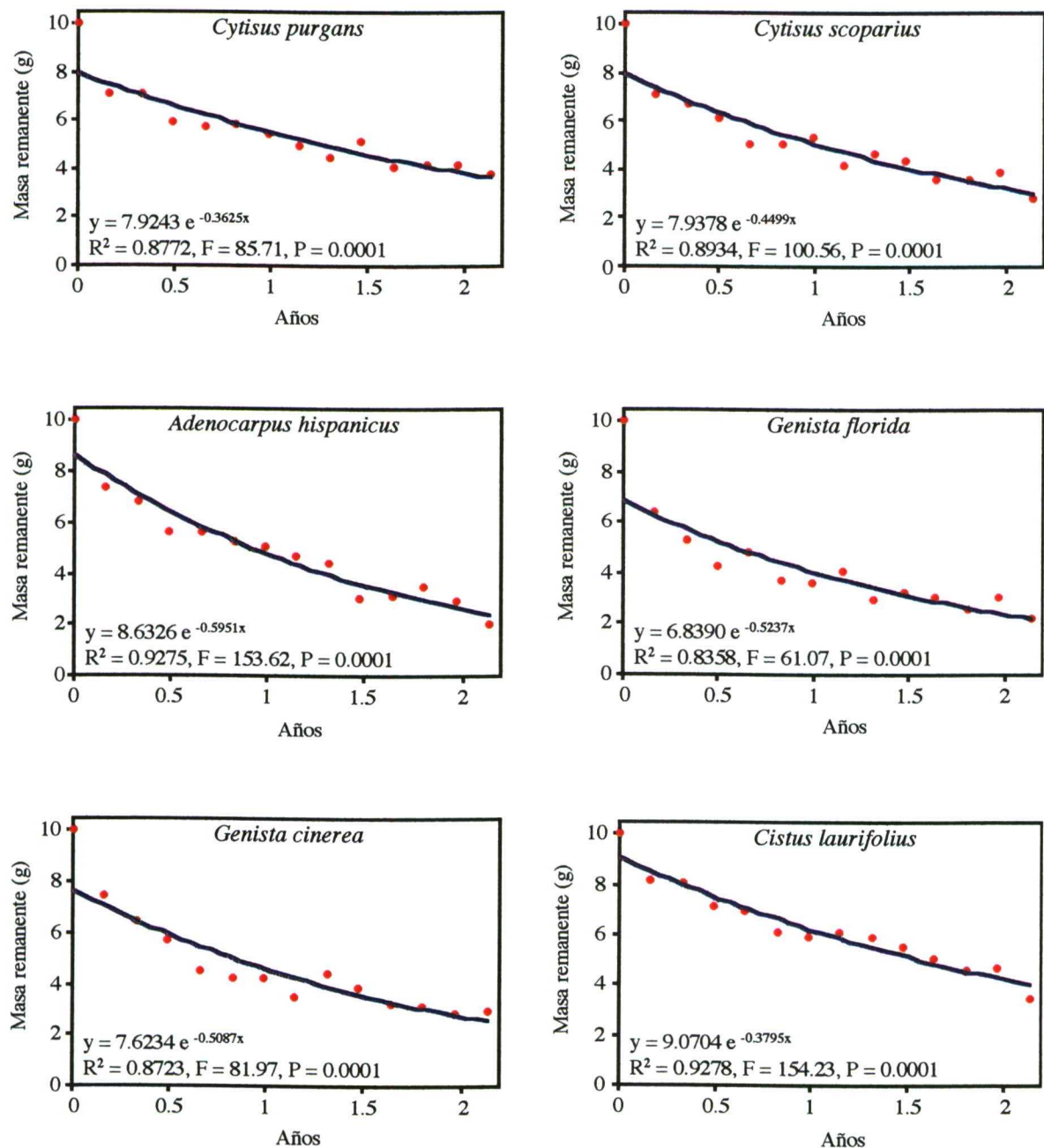


Fig. 32. Masa remanente de la descomposición de la hojarasca de los 6 arbustos ajustada al modelo exponencial simple negativo.

Con el fin de comprobar si las diferencias observadas en las masas remanentes y las tasas de descomposición de la hojarasca de los 6 arbustos a lo largo del periodo de enterramiento eran significativas ($P < 0.05$), se realizaron análisis de la varianza de un factor, especie. Asimismo, para corroborar si había diferencias entre las masas remanentes del primer y segundo año y las registradas en cada una de las 13 recogidas, se efectuaron análisis de la varianza de 2 factores: año y especie y mes y especie, respectivamente.

El análisis paramétrico para el factor especie dio diferencias significativas en los 6 arbustos, tanto para las masas remanentes como para las tasas de descomposición (Tab. 24, pág. 95). De acuerdo con esto, la masa remanente y la tasa de descomposición de *C. laurifolius* observadas durante el proceso de descomposición (Tab. 21, pág. 90, Tab. 22, pág. 91) son significativamente mayores y menores, respectivamente, que las de los demás arbustos. De igual modo, la masa remanente y la tasa de descomposición de *G. florida* son menores y mayores, respectivamente, que las del resto de arbustos.

En relación con lo anterior, conviene decir que, aunque la tasa de descomposición de *C. laurifolius* correspondiente a la última recogida no fue la menor, la tasa media de todo el periodo sí lo fue, como queda demostrado en este análisis.

Tab. 24. Análisis de la varianza de las masas remanentes y las tasas de descomposición según el modelo exponencial simple de la hojarasca de los 6 arbustos durante el periodo de enterramiento con 1 factor (especie). Nivel de significación, 0.05%.
A, B. Diferencias LSD (Fisher) para el factor especie.
Se indican solo aquellas comparaciones que resultan significativas (* = $P < 0.05$).

	Factor	F	P	Diferencias significativas
Masas	especie	37.851	0.0001	sí (A)
Tasas	especie	19.719	0.0001	sí (B)

A

Masas remanentes					
	<i>Cytisus purgans</i>	<i>Cytisus scoparius</i>	<i>Adenocarpus hispanicus</i>	<i>Genista florida</i>	<i>Genista cinerea</i>
<i>Cytisus scoparius</i>	*		*		
<i>Adenocarpus hispanicus</i>	*				
<i>Genista florida</i>	*	*	*		
<i>Genista cinerea</i>	*	*		*	
<i>Cistus laurifolius</i>	*	*	*	*	*

B

Tasas de descomposición					
	<i>Cytisus purgans</i>	<i>Cytisus scoparius</i>	<i>Adenocarpus hispanicus</i>	<i>Genista florida</i>	<i>Genista cinerea</i>
<i>Genista florida</i>	*	*	*		
<i>Genista cinerea</i>	*			*	
<i>Cistus laurifolius</i>	*	*	*	*	*

El análisis paramétrico de 2 factores, año y especie, dio diferencias significativas únicamente para los años y para las especies pero no para la interacción (Tab. 25, pág. 96). Este análisis corrobora que, las masas remanentes observadas en el primer año fueron significativamente mayores que las del segundo año en los 6 arbustos (Tab. 21, pág. 90). Igualmente, con relación al factor especie, la masa remanente observada de *C. laurifolius* fue significativamente mayor que la de *C. scoparius*, *A. hispanicus*, *G. florida* y *G. cinerea*, mientras que la de *G. florida* fue menor que la de *C. purgans* y *C. scoparius*, y la de *G. cinerea* menor que la de *C. purgans*.

Tab. 25. Análisis de la varianza de la masa remanente de la hojarasca de los 6 arbustos durante el periodo de enterramiento con 2 factores (año y especie). Nivel de significación, 0.05%.

A. Diferencias LSD (Fisher) para el factor año.

B. Diferencias LSD (Fisher) para el factor especie.

Se indican solo aquellas comparaciones que resultan significativas (* = $P < 0.05$).

Primer año = 10-94 a 10-95, segundo año = 12-95 a 12-96.

Factor	F	P	Diferencias significativas
año	97.465	0.0001	sí (A)
especie	5.757	0.0002	sí (B)
interacción	0.513	0.7658	no

A		Primer año
	Segundo año	*

B		<i>Cytisus purgans</i>	<i>Cytisus scoparius</i>	<i>Adenocarpus hispanicus</i>	<i>Genista florida</i>	<i>Genista cinerea</i>
	<i>Genista florida</i>	*	*			
	<i>Genista cinerea</i>	*				
	<i>Cistus laurifolius</i>		*	*	*	*

En el análisis no paramétrico de 2 factores, mes y especie, se aprecian diferencias significativas para los meses, para las especies y para la interacción (Tab. 26, pág. 97). Según esto, los resultados de este análisis, con respecto al factor especie, reafirman que la masa remanente de la jara observada a lo largo del periodo de enterramiento (Tab. 21, pág. 90) es significativamente mayor ($P < 0.05$) que la de las leguminosas.

Los resultados significativos de la interacción mes-especie indican que las tendencias encontradas en uno de los factores, mes o especie ($P < 0.05$), no se mantienen al considerar los niveles del otro. Las diferencias significativas encontradas en la interacción confirman que, en general, la masa remanente observada de *C. laurifolius* es significativamente mayor y la de *G. florida* significativamente menor, que la del resto de los arbustos en la mayoría de los meses muestreados. Sin embargo, hay otros casos en que no se dan estas diferencias, como por ejemplo, en abril de 1995, donde la masa remanente de *C. laurifolius* no se diferenció significativamente ($P > 0.05$) de la de *A. hispanicus*.

Tab. 26. Análisis de la varianza (Kruskal-Wallis) de la masa remanente de la hojarasca de los 6 arbustos durante el periodo de enterramiento con 2 factores (mes y especie). Nivel de significación, 0.05%. A. Diferencias HSD (Tukey) para el factor mes en cada una de las especie. Se indican solo aquellas comparaciones que resultan significativas ($>$, $<$ = $P < 0.05$).

Factor	F	P	Diferencias significativas
mes	179.746	0.0001	sí
especie	39.285	0.0001	sí
interacción	236.068	0.0001	sí (A)

			<i>Cytisus purgans</i>	<i>Cytisus scoparius</i>	<i>Adenocarpus hispanicus</i>	<i>Genista florida</i>	<i>Genista cinerea</i>
1994	diciembre	<i>Cistus laurifolius</i>				>	
1995	febrero	<i>Cistus laurifolius</i>				>	
		<i>Genista florida</i>	<				
	abril	<i>Cistus laurifolius</i>				>	
		<i>Genista florida</i>	<	<			
	junio	<i>Cistus laurifolius</i>		>		>	>
	agosto	<i>Cistus laurifolius</i>				>	>
		<i>Genista florida</i>	<				
	octubre	<i>Cistus laurifolius</i>				>	>
		<i>Genista florida</i>	<	<			
	diciembre	<i>Cistus laurifolius</i>		>		>	>
1996	febrero	<i>Cistus laurifolius</i>				>	
		<i>Genista florida</i>		<			
	abril	<i>Cistus laurifolius</i>			>	>	>
		<i>Cytisus purgans</i>			>	>	
	junio	<i>Cistus laurifolius</i>			>	>	>
	agosto	<i>Cistus laurifolius</i>				>	
		<i>Genista florida</i>	<				
	octubre	<i>Cistus laurifolius</i>			>	>	>
	diciembre	<i>Cytisus purgans</i>			>	>	

Nota: En las tablas de comparación de medias o medianas por los análisis LSD de Fisher y HSD de Tukey, respectivamente, los signos $>$ y $<$ indican que las diferencias observadas son significativamente mayores o menores, leídas de izquierda a derecha.

Variación del carbono orgánico

El carbono orgánico remanente, absoluto y relativo, durante el periodo de enterramiento de la hojarasca (Tab. 27, pág. 98, Figs. 33 y 34, pág. 99, Apéndice 11, pág. 252) mostró una tendencia general de disminución, con un descenso pronunciado durante los 2 primeros meses, seguido de un incremento registrado en la segunda recogida para luego disminuir, con subidas y bajadas, hasta el octavo muestreo y de nuevo aumentar hasta el final del periodo de estudio. Los incrementos que se observan en el transcurso del proceso de descomposición, sobre todo a partir del noveno muestreo, podrían atribuirse a la acumulación de nitrógeno y lignina en la hojarasca remanente (Schlesinger, 1985), lo que supondría la formación de compuestos similares a la lignina (Lundmark-Thelin & Johansson, 1997) y de complejos lignina-proteína y lignina-polisacáridos, que limitarían la acción descomponedora de microorganismos y enzimas (Dommergues, 1971).

La evolución del carbono orgánico remanente durante el proceso de descomposición sigue un modelo bifásico similar al de la pérdida de masa, ya que esta tendencia de disminución se relaciona significativamente con la de las masas remanentes de todos los arbustos, como lo demuestran los resultados de las regresiones lineales efectuadas entre la masa y el carbono absoluto remanentes: *C. purgans* ($F = 28.236$, $P = 0.0002$, $R^2 = 0.702$), *C. scoparius* ($F = 4.901$, $P = 0.047$, $R^2 = 0.29$), *A. hispanicus* ($F = 16.327$, $P = 0.0016$, $R^2 = 0.576$), *G. florida* ($F = 17.06$, $P = 0.0014$, $R^2 = 0.578$), *G. cinerea* ($F = 13.296$, $P = 0.0033$, $R^2 = 0.526$), *C. laurifolius* ($F = 19.587$, $P = 0.0008$, $R^2 = 0.620$).

El lavado de los constituyentes solubles y el consumo por la microflora y fauna del suelo del material lábil de la hojarasca, al igual que ocurría con la masa remanente, causan la pérdida de carbono observada en la primera recogida en los 6 arbustos (Schlesinger, 1985, Smolander et al., 1996, Vinton & Burke, 1997). Igualmente, el porcentaje inicial de cada una de las fracciones de la hojarasca (Tab. 13, pág. 68) y su dureza y contenido de nitrógeno, influyen en esta pérdida (Gallardo & Merino, 1993, Gil et al., 1999b). Así, como se ha comentado, los tallos y frutos (vainas) de las leguminosas y las hojas y frutos (cápsulas) de la cistácea, con menor porcentaje de nitrógeno total inicial y mayor dureza, se degradan más lentamente que las hojas y flores de las leguminosas y que los tallos y flores de la cistácea (Gosz, 1984, Lundmark-Thelin & Johansson, 1997).

Tab. 27. Carbono orgánico (%) remanente, absoluto y relativo, de la hojarasca de los 6 arbustos durante el periodo de enterramiento. *C. purgans* (Cp), *C. scoparius* (Cs), *A. hispanicus* (Ah), *G. florida* (Gf), *G. cinerea* (Gc) y *C. laurifolius* (Cl).
Se indica la media y el error estándar del carbono orgánico absoluto.

Días	Absoluto						Relativo					
	Cp	Cs	Ah	Gf	Gc	Cl	Cp	Cs	Ah	Gf	Gc	Cl
0	22.8	20.2	23.0	20.9	22.2	19.6	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0
	± 0.3	± 0.8	± 0.1	± 0.3	± 0.3	± 0.4						
59	19.3	17.2	17.7	14.9	16.2	17.6	84.3	84.9	77.1	71.1	73.1	89.9
	± 0.1	± 1.0	± 0.5	± 0.4	± 0.5	± 0.3						
122	18.5	17.8	20.1	16.6	17.5	18.2	80.9	87.9	87.5	79.4	79.1	92.9
	± 0.2	± 0.5	± 0.7	± 0.6	± 0.2	± 0.5						
179	20.1	18.9	20.1	15.2	18.5	17.3	87.9	93.2	87.5	72.7	83.3	88.5
	± 0.2	± 0.6	± 0.3	± 0.6	± 0.1	± 0.2						
240	18.5	17.9	19.7	14.5	16.5	16.9	80.9	88.6	85.8	69.5	74.6	86.1
	± 0.1	± 0.6	± 0.9	± 1.7	± 0.4	± 0.6						
300	17.3	17.1	17.5	15.7	16.1	16.5	75.6	84.3	75.9	74.9	72.8	84.4
	± 0.6	± 0.4	± 0.6	± 0.5	± 0.6	± 0.1						
359	16.1	14.2	16.9	15.5	15.4	15.6	70.4	70.1	73.6	73.9	69.5	79.7
	± 0.3	± 0.3	± 0.5	± 0.1	± 0.2	± 0.3						
419	16.7	16.5	18.1	13.7	17.1	13.7	73.3	81.3	78.5	65.3	77.3	70.1
	± 0.3	± 0.6	± 0.3	± 0.2	± 0.5	± 0.2						
478	15.7	15.7	15.1	12.5	15.3	13.7	68.9	77.7	65.5	59.9	68.9	69.8
	± 0.8	± 0.1	± 1.3	± 0.5	± 0.5	± 1.1						
537	14.3	15.7	17.4	12.8	15.3	15.4	62.8	77.7	75.6	61.2	69.2	78.6
	± 0.5	± 0.6	± 1.3	± 0.8	± 1.1	± 0.5						
597	16.1	17.7	18.1	13.7	16.5	13.8	70.4	87.2	78.8	65.3	74.6	70.5
	± 0.2	± 0.4	± 0.3	± 0.7	± 0.6	± 0.4						
658	17.1	17.5	17.0	15.6	16.0	14.7	74.7	86.6	73.9	74.6	72.2	75.2
	± 0.3	± 0.3	± 0.9	± 1.1	± 0.3	± 0.5						
719	17.0	16.5	18.0	15.7	16.3	14.7	74.4	81.6	78.3	74.9	73.4	75.2
	± 0.2	± 1.4	± 0.5	± 0.8	± 0.9	± 0.5						
779	16.1	17.3	15.0	14.6	17.1	15.7	70.7	85.3	65.2	69.8	77.3	80.0
	± 0.3	± 0.4	± 0.5	± 0.5	± 1.0	± 0.3						

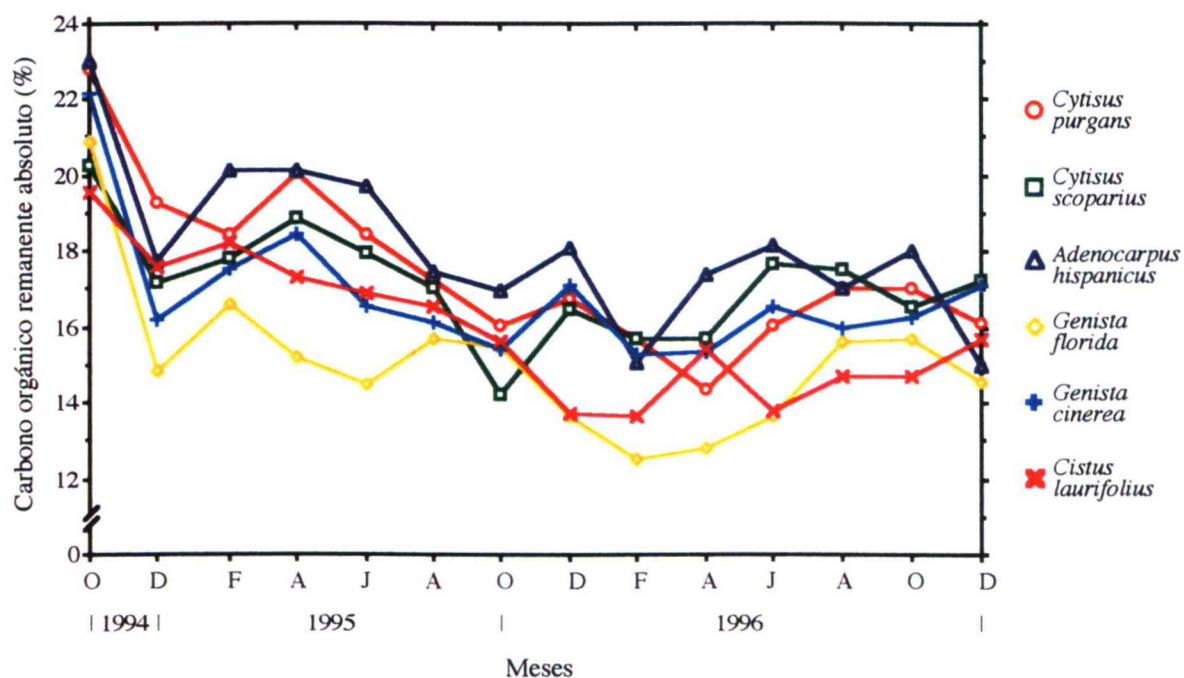


Fig. 33. Carbono orgánico absoluto (%) remanente de la hojarasca de los 6 arbustos durante el periodo de enterramiento.

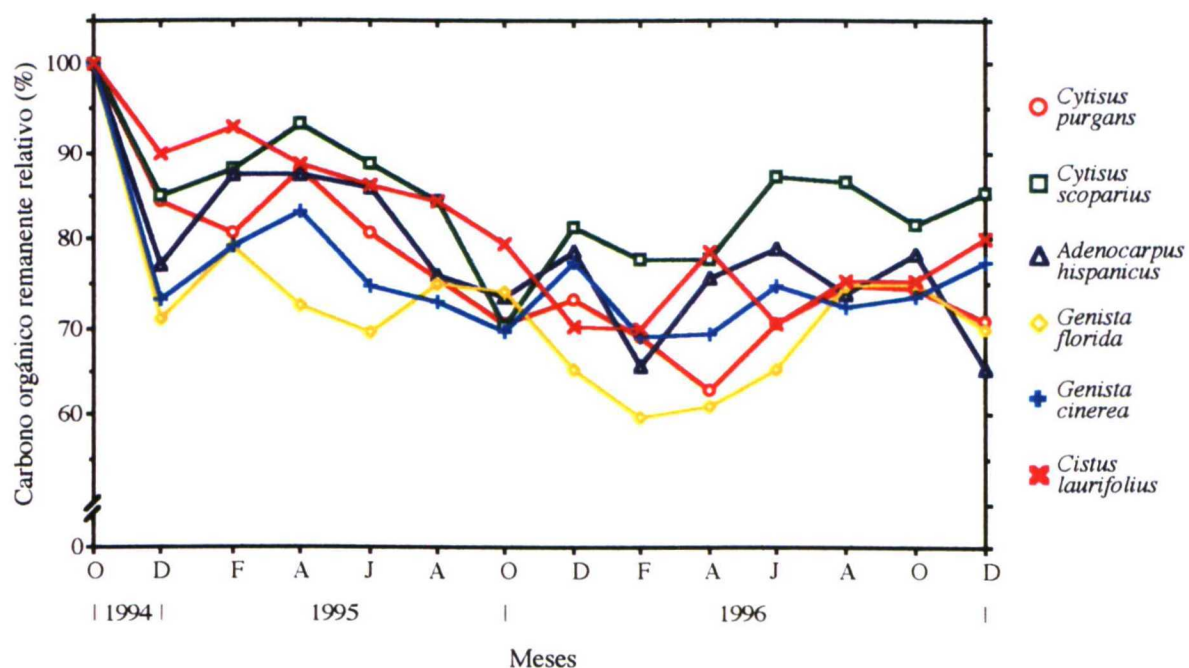


Fig. 34. Carbono orgánico relativo (%) remanente de la hojarasca de los 6 arbustos durante el periodo de enterramiento.

Asimismo, el contenido de carbono orgánico inicial de cada una de las fracciones de la hojarasca junto con la cantidad relativa de tallos, hojas, flores y frutos antes de enterrar, también influye en la pérdida de carbono de los 2 primeros meses. Así *G. florida*, *G. cinerea* y *A. hispanicus*, con un porcentaje inicial alto de hojas y flores, pierden más carbono que *C. purgans* y *C. scoparius* que presentan un porcentaje inicial alto de tallos y frutos y que *C. laurifolius*, que tiene un porcentaje inicial alto de hojas y tallos, fracciones éstas con menos carbono fácilmente oxidable que aquellas y, por lo tanto, más difícilmente degradables.

Aunque hay una tendencia a la disminución del carbono a lo largo del proceso de descomposición, se registraron algunos aumentos que no sobrepasaron el valor inicial en ningún arbusto, como se aprecia en la Fig. 34 (pág. 99). Estos incrementos están producidos por las mismas causas que originaron las subidas puntuales de la masa. En la última recogida, *G. florida* presentó el contenido de carbono orgánico menor y *C. scoparius*, el mayor. Sin embargo, *A. hispanicus* fue el que más carbono perdió con relación al porcentaje inicial, mientras que *C. scoparius* el que menos.

Las regresiones exponenciales entre el carbono orgánico remanente y el tiempo transcurrido en años (Fig. 35, pág. 101) siguieron el modelo exponencial simple negativo en los 6 arbustos, pero con un grado de ajuste significativo ($P < 0.05$) solo para *C. purgans*, *A. hispanicus* y *C. laurifolius*. Según los valores de R^2 para estos tres arbustos, que oscilaron entre 0.470 (*A. hispanicus*) y 0.611 (*C. laurifolius*), este modelo exponencial explica entre el 47.0% y el 61.1% de la variación de la pérdida de carbono orgánico con el tiempo, porcentajes más bajos que para la pérdida de masa. El mejor grado de ajuste obtenido por *C. laurifolius*, al igual que sucedió con la masa, indica que, a lo largo del proceso, la descomposición del carbono orgánico de su hojarasca es más homogénea que la de las leguminosas, posiblemente debido a la dureza de sus hojas.

El análisis de la varianza paramétrico de 2 factores, mes y especie, realizado con los datos del carbono orgánico absoluto remanente dio diferencias significativas ($P < 0.05$) para los meses, para las especies y para la interacción (Tab. 28, pág. 102). Los resultados de este análisis, con respecto al factor especie, confirman que el carbono absoluto de la jara observado a lo largo del periodo de enterramiento (Tab. 27, pág. 98) es significativamente menor que el de *C. purgans*, *C. scoparius*, *A. hispanicus* y *G. cinerea* y significativamente mayor que el de *G. florida*.

Como sucede en el caso de la masa, los resultados significativos de la interacción mes-especie señalan que las tendencias observadas en uno de los factores, mes o especie ($P < 0.05$), no se conservan cuando se analizan los niveles del otro. Estas diferencias significativas corroboran que, en general, el contenido de carbono orgánico observado en *A. hispanicus* es mayor y el de *G. florida* menor, que la del resto de los arbustos, en la mayoría de los meses muestreados. No obstante, hay otros casos en los que no se dan estas diferencias, como por ejemplo, en agosto de 1995, donde el carbono absoluto remanente de *A. hispanicus* no mostró diferencias significativas ($P > 0.05$) con el de *C. laurifolius*.

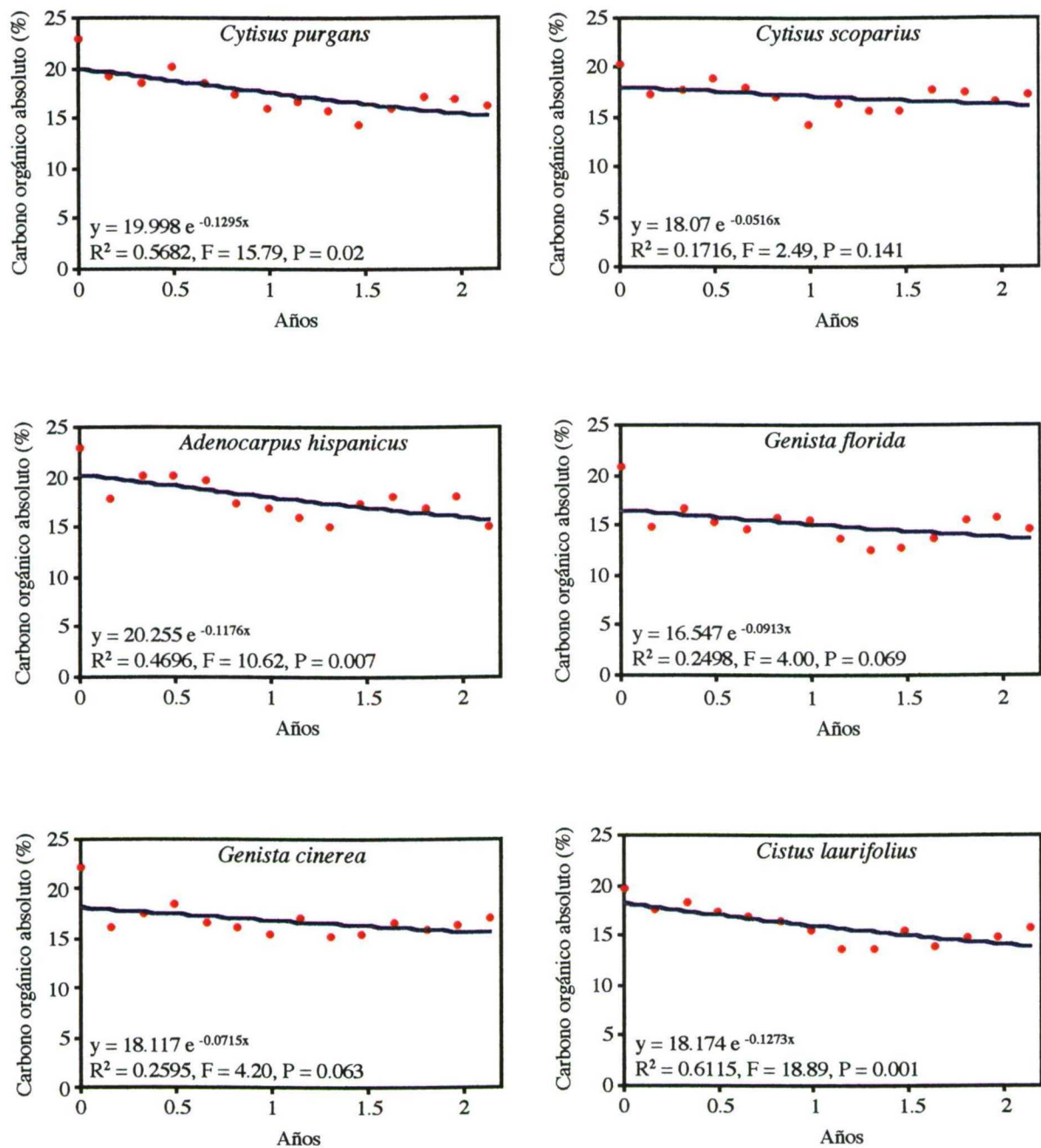


Fig. 35. Carbono orgánico absoluto (%) remanente de la descomposición de la hojarasca de los 6 arbustos ajustado al modelo exponencial simple negativo.

Tab. 28. Análisis de la varianza del carbono orgánico absoluto remanente de la hojarasca de los 6 arbustos durante el periodo de enterramiento con 2 factores (mes y especie). Nivel de significación, 0.05%. A. Diferencias LSD (Fisher) para el factor mes en cada una de las especies. Se indican solo aquellas comparaciones que resultan significativas (>, < = P < 0.05).

Factor	F	P	Diferencias significativas
mes	58.525	0.0001	sf
especie	48.729	0.0001	sf
interacción	2.603	0.0001	sf (A)

A

			<i>Cytisus purgans</i>	<i>Cytisus scoparius</i>	<i>Adenocarpus hispanicus</i>	<i>Genista florida</i>	<i>Genista cinerea</i>	<i>Cistus laurifolius</i>
1994	octubre	<i>Adenocarpus hispanicus</i>		>		>		>
		<i>Cytisus purgans</i>		>		>		>
		<i>Genista cinerea</i>		>				>
	diciembre	<i>Cytisus purgans</i>		>	>	>	>	>
		<i>Genista florida</i>		<	<			<
1995	febrero	<i>Adenocarpus hispanicus</i>	>	>		>	>	>
		<i>Genista florida</i>	<					<
	abril	<i>Genista florida</i>	<	<	<		<	<
		<i>Cistus laurifolius</i>	<	<	<			
		<i>Genista cinerea</i>	<		<			
	junio	<i>Adenocarpus hispanicus</i>		>		>	>	>
		<i>Genista florida</i>	<	<			<	<
		<i>Cytisus purgans</i>					>	>
	agosto	<i>Adenocarpus hispanicus</i>				>		
	octubre	<i>Cytisus scoparius</i>	<		<			
diciembre	<i>Genista florida</i>	<	<	<		<		
	<i>Cistus laurifolius</i>	<	<	<		<		
	1996	febrero	<i>Genista florida</i>	<	<	<		<
<i>Cistus laurifolius</i>			<	<				
abril		<i>Adenocarpus hispanicus</i>	>	>		>	>	>
		<i>Genista florida</i>		<			<	<
junio		<i>Adenocarpus hispanicus</i>	>			>	>	>
		<i>Genista florida</i>	<	<			<	
		<i>Cistus laurifolius</i>	<	<			<	
agosto		<i>Cistus laurifolius</i>	<	<	<			
		<i>Genista florida</i>		<				
octubre		<i>Adenocarpus hispanicus</i>				>	>	>
		<i>Cistus laurifolius</i>	<	<				
diciembre		<i>Cytisus scoparius</i>			>	>		>
		<i>Genista cinerea</i>			<	<		>

Variación del nitrógeno total

El nitrógeno total remanente, absoluto y relativo, a lo largo del proceso de descomposición (Tab. 29, pág. 103, Figs. 36 y 37, pág. 104, Apéndice 11, pág. 252) siguió, en general, un modelo bifásico con una fase inicial de disminución durante los 6 primeros meses, seguida por una segunda fase de incremento lento, con subidas y bajadas, hasta el final del periodo de enterramiento. Esta tendencia difiere de las de la masa y el carbono orgánico, principalmente en la segunda fase, ya que en vez de seguir disminuyendo, aumenta.

Hay que tener en cuenta, como sucedía con la masa y el carbono, la incidencia, sobre la pérdida de nitrógeno registrada durante los 2 primeros meses, de varios factores como el lavado de los constituyentes solubles, el consumo por la microflora y fauna del suelo del material lábil de la hojarasca, la cantidad relativa de cada una de las fracciones de la hojarasca, su dureza y el contenido de nitrógeno iniciales.

En esta primera recogida, *G. florida*, *G. cinerea* y *A. hispanicus*, las cuales tienen un porcentaje inicial de hojas y flores alto, presentaron una pérdida de nitrógeno total mayor que *C. purgans* y *C. scoparius*, con una cantidad relativa inicial de tallos y frutos grande, y que *C. laurifolius*, que tiene una proporción inicial de tallos y hojas elevada. Esto se debe a que las hojas y flores de *G. florida*, *G. cinerea* y *A. hispanicus* se degradan más fácilmente, ya que tienen un contenido de nitrógeno total inicial mayor que los tallos y frutos de *C. purgans* y *C. scoparius* y que las hojas y tallos de *C. laurifolius*.

Tab. 29. Nitrógeno total (%) remanente, absoluto y relativo, de la hojarasca de los 6 arbustos durante el periodo de enterramiento. *C. purgans* (Cp), *C. scoparius* (Cs), *A. hispanicus* (Ah), *G. florida* (Gf), *G. cinerea* (Gc) y *C. laurifolius* (Cl). Se indica la media y el error estándar del nitrógeno total absoluto.

Días	Absoluto						Relativo					
	Cp	Cs	Ah	Gf	Gc	Cl	Cp	Cs	Ah	Gf	Gc	Cl
0	2.2 ± 0.1	2.1 ± 0.1	2.5 ± 0.1	3.1 ± 0.3	2.7 ± 0.2	1.3 ± 0.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0
59	2.0 ± 0.2	1.9 ± 0.0	2.2 ± 0.2	2.3 ± 0.1	1.9 ± 0.2	1.2 ± 0.1	93.1	93.5	89.1	73.6	70.4	91.7
122	1.8 ± 0.2	1.8 ± 0.1	2.9 ± 0.2	2.6 ± 0.0	1.9 ± 0.1	1.4 ± 0.1	81.4	88.9	116.8	81.8	69.0	107.0
179	1.4 ± 0.1	1.5 ± 0.0	2.3 ± 0.2	2.0 ± 0.2	1.6 ± 0.2	1.0 ± 0.0	65.9	72.2	93.3	62.5	60.7	80.4
240	1.6 ± 0.0	1.5 ± 0.1	2.5 ± 0.2	2.2 ± 0.1	1.9 ± 0.1	1.0 ± 0.0	71.3	73.8	100.4	69.6	68.1	81.5
300	1.5 ± 0.0	1.6 ± 0.1	2.3 ± 0.2	2.1 ± 0.2	1.9 ± 0.1	1.2 ± 0.1	67.4	78.1	92.8	68.1	70.5	90.0
359	1.5 ± 0.1	1.6 ± 0.1	2.3 ± 0.1	2.3 ± 0.2	2.2 ± 0.2	1.1 ± 0.1	68.6	78.2	95.0	73.5	80.4	87.5
419	1.8 ± 0.1	2.0 ± 0.0	2.9 ± 0.0	2.6 ± 0.1	2.3 ± 0.1	1.3 ± 0.0	85.2	95.5	118.4	83.1	83.8	98.1
478	1.9 ± 0.1	2.1 ± 0.2	2.5 ± 0.2	2.3 ± 0.0	2.1 ± 0.1	1.3 ± 0.1	86.5	100.8	102.2	74.3	76.3	98.9
537	1.9 ± 0.1	2.1 ± 0.0	2.4 ± 0.2	2.2 ± 0.1	2.1 ± 0.2	1.4 ± 0.0	89.3	100.9	97.1	70.5	77.4	107.1
597	2.1 ± 0.1	2.4 ± 0.1	2.5 ± 0.1	2.6 ± 0.1	2.0 ± 0.1	1.3 ± 0.1	98.7	116.3	101.4	81.4	73.9	104.2
658	1.9 ± 0.0	2.4 ± 0.1	2.8 ± 0.3	2.5 ± 0.0	1.9 ± 0.2	1.2 ± 0.1	86.6	117.6	114.3	79.1	71.6	97.6
719	2.0 ± 0.1	2.1 ± 0.1	2.6 ± 0.0	2.6 ± 0.0	1.9 ± 0.1	1.4 ± 0.1	94.3	102.0	103.6	82.4	69.9	110.4
779	1.8 ± 0.1	2.2 ± 0.1	2.3 ± 0.1	2.2 ± 0.1	1.9 ± 0.1	1.2 ± 0.0	85.2	109.3	94.6	70.6	70.6	96.8

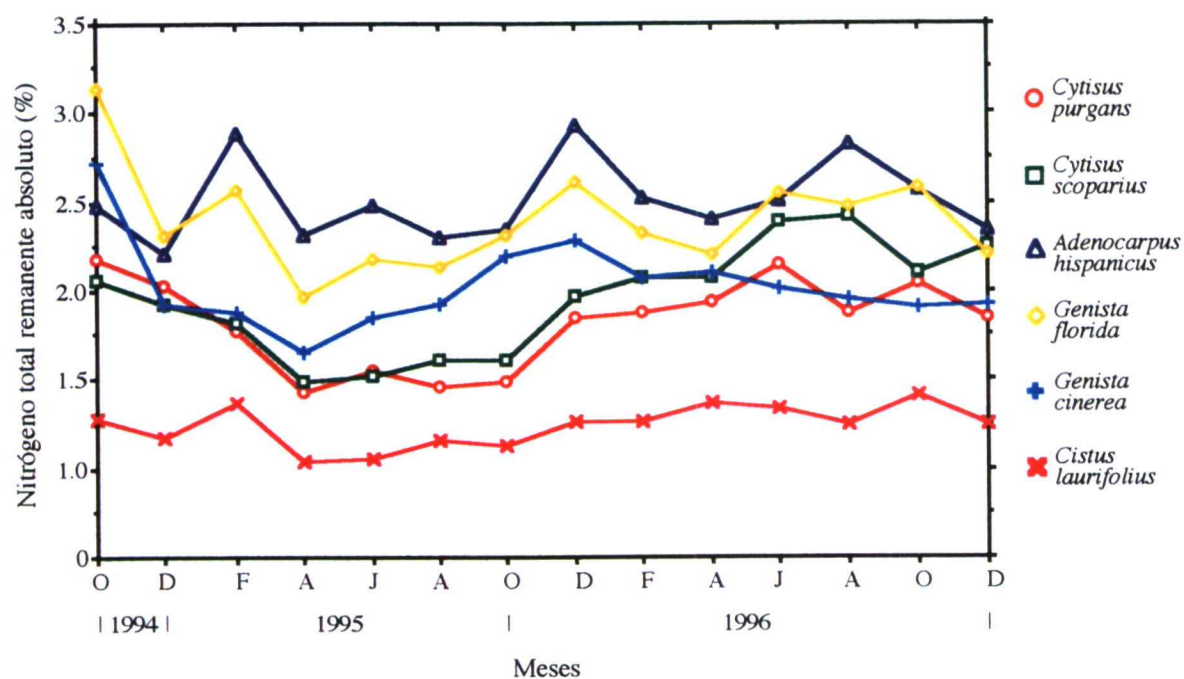


Fig. 36. Nitrógeno total absoluto (%) remanente de la hojarasca de los 6 arbustos durante el periodo de enterramiento.

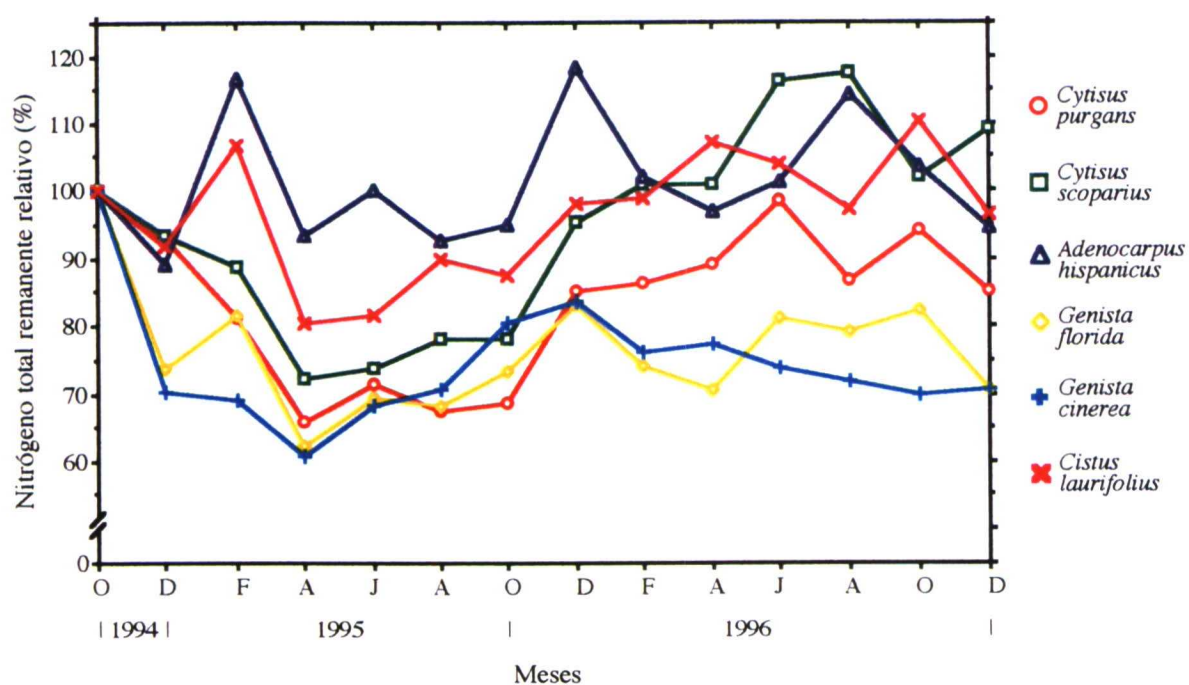


Fig. 37. Nitrógeno total relativo (%) remanente de la hojarasca de los 6 arbustos durante el periodo de enterramiento.

A partir del tercer muestreo, en el que se obtuvo el valor mínimo, el nitrógeno total fue aumentando, con subidas y bajadas, hasta el final del periodo de estudio, produciéndose incrementos por encima del valor inicial en *C. scoparius*, *A. hispanicus* y *C. laurifolius*. En la última recogida, *C. laurifolius* obtuvo el contenido menor de nitrógeno total y *A. hispanicus* el mayor, sin superar la cantidad medida antes de enterrar la hojarasca. Sin embargo, *G. florida* y *G. cinerea* fueron las que más nitrógeno total perdieron con relación al valor inicial, mientras que *C. scoparius* mostró un incremento que sobrepasó el contenido observado al comienzo del proceso de descomposición (Fig. 37, pág. 104).

Este aumento del nitrógeno está de acuerdo con lo observado generalmente en la descomposición de las hojarasca y se atribuye a aportes exógenos por excretas radicales, lavado de doseles y excretas y cadáveres de animales que alcanzan eventualmente las bolsas con hojarasca y la contaminan, a la inmovilización microbiana en los microorganismos que colonizan las hojas enterradas y a la velocidad de descomposición diferente de compuestos carbonados y nitrogenados (Lousier & Parkinson, 1978, McCalugherty *et al.*, 1985, Aranda *et al.*, 1990, Gil *et al.*, 1999). La fijación libre de nitrógeno también enriquece la hojarasca. Depende de la naturaleza de las hojarasca, de las condiciones edáficas y del hecho de que una misma hojarasca, en un mismo ambiente edáfico, puede, según su edad, ser más o menos rica en sustancias antimicrobianas o en sustratos metabolizables por los microorganismos fijadores de nitrógeno (Dommergues, 1971).

La acumulación de nutrientes en la hojarasca indica que sus niveles están por debajo de los requeridos por los microorganismos descomponedores. Un metabolito que limite el crecimiento y actividad microbianas va a ser retenido o importado a la hojarasca y no se libera hasta que alcanza un cierto nivel crítico o hasta que la calidad de la fuente de carbono llegue a ser limitante (Lundmark-Thelin & Johansson, 1997). Así, mientras exista una fuente suficiente de carbono, la inmovilización microbiana de nitrógeno continuará, pero conforme disminuya la disponibilidad de carbono para los microorganismos en el suelo, aumentará la liberación de nitrógeno (Aber & Melillo, 1980 y 1982).

Durante la segunda fase del proceso de descomposición, el nitrógeno total remanente aumentó en relación a la pérdida de masa en los 6 arbustos, tal como se aprecia, a partir del tercer muestreo, en la representación de la masa remanente frente al contenido de nitrógeno total absoluto (Fig. 38, pág. 106). Estas observaciones están de acuerdo con las obtenidas por McLaugherty & Berg (1987), en *Acer saccharum*, *Quercus alba*, *Populus grandidentata*, *Pinus strobus* y *Tsuga canadensis*, y por McLaugherty *et al.* (1987), en *Pinus sylvestris*. Sin embargo, las regresiones lineales efectuadas entre la pérdida de masa y el incremento de nitrógeno total absoluto desde la tercera recogida, solo dieron resultados significativos ($P < 0.05$) para *C. purgans* ($R^2 = 0.729$, $F = 24.161$, $P = 0.0008$), *C. scoparius* ($R^2 = 0.784$, $F = 32.629$, $P = 0.0003$) y *C. laurifolius* ($R^2 = 0.421$, $F = 6.538$, $P = 0.0308$). Con respecto a las distintas evoluciones del nitrógeno total en los 6 arbustos, cabe decir que la jara se aleja de los demás arbustos durante todo el proceso, mientras que las leguminosas, aunque sus concentraciones de partida están separadas, tienden a converger en las últimas etapas del periodo de enterramiento.

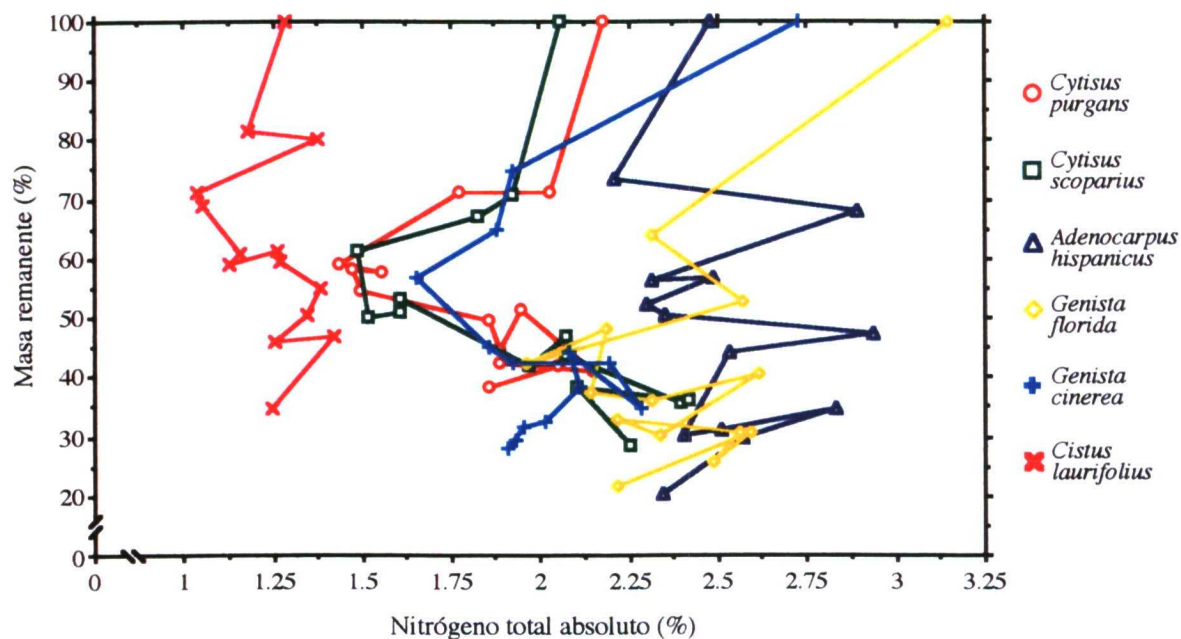


Fig. 38. Relación entre el nitrógeno total absoluto (%) y la masa (%) de la hojarasca remanente de los 6 arbustos durante el periodo de enterramiento.

Al contrario de lo que sucedió con la masa y el carbono, las regresiones exponenciales entre el nitrógeno total remanente de la hojarasca enterrada y el tiempo transcurrido en años (Fig. 39, pág. 107) indican que solo *G. florida* y *G. cinerea* siguen el modelo exponencial simple negativo y, además, con un grado de ajuste no significativo ($P > 0.05$). En los demás arbustos el nitrógeno total remanente aumentó con el tiempo, ocurriendo, que en *C. scoparius* este incremento se ajustó significativamente ($P < 0.05$) al modelo exponencial simple positivo, con un grado de ajuste que explica el 35.7% de la variación de nitrógeno total con el tiempo. Estos resultados indican, una vez más, la tendencia diferente del nitrógeno total con respecto a la de la masa y del carbono orgánico.

El análisis de la varianza paramétrico de 2 factores, mes y especie, entre los contenidos de nitrógeno total remanentes indica que hay diferencias significativas ($P < 0.05$) para los meses, las especies y la interacción (Tab. 30, pág. 108). Para el factor especie, los resultados de este análisis demuestran que el nitrógeno total de la jara, observado durante el periodo de muestreo (Tab. 29, pág. 103), es significativamente menor que el de todas las leguminosas.

Los resultados significativos de la interacción mes-especie, como en casos anteriores, indican que las tendencias observadas en uno de los factores, mes o especie ($P < 0.05$), no se mantienen cuando se consideran los niveles del otro. Las diferencias significativas encontradas en la interacción confirman que, en general, el contenido de nitrógeno total medido en *A. hispanicus* es mayor y el de *C. laurifolius* menor, que el de los demás arbustos, en la mayoría de los meses estudiados. Sin embargo, hubo casos en los que no se presentaron diferencias significativas, como por ejemplo, en octubre de 1994 entre *G. cinerea* y *A. hispanicus*.

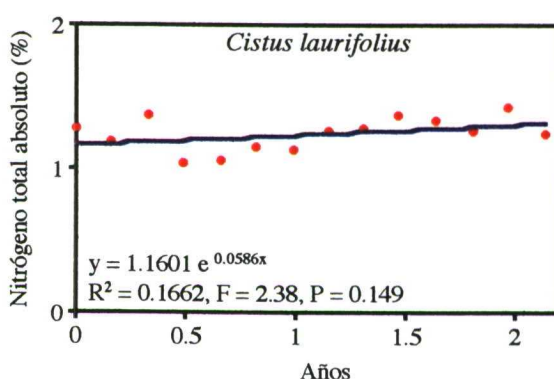
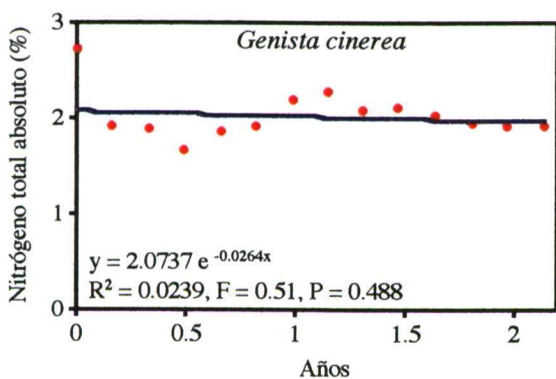
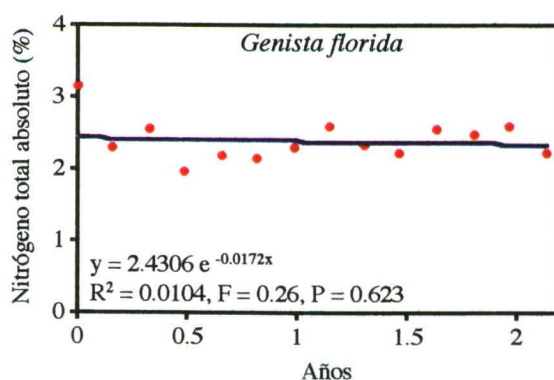
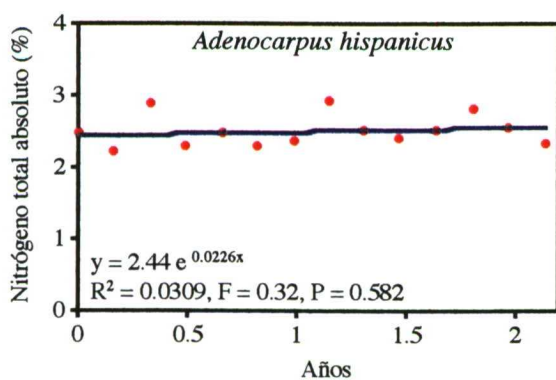
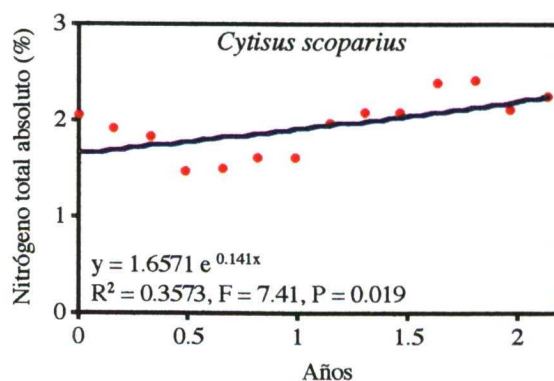
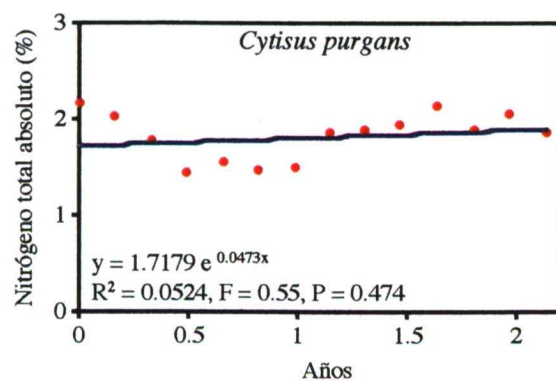


Fig. 39. Nitrógeno total absoluto (%) remanente de la descomposición de la hojarasca de los 6 arbustos ajustado al modelo exponencial simple negativo.

Tab. 30. Análisis de la varianza del nitrógeno total absoluto remanente de la hojarasca de los 6 arbustos durante el periodo de enterramiento con 2 factores (mes y especie). Nivel de significación, 0.05%.
A. Diferencias LSD (Fisher) para el factor mes en cada una de las especies.
Se indican solo aquellas comparaciones que resultan significativas ($>$, $<$ = $P < 0.05$).

Factor	F	P	Diferencias significativas
mes	10.952	0.0001	sf
especie	156.448	0.0001	sf
interacción	1.812	0.0013	sf (A)

A

			<i>Cytisus purgans</i>	<i>Cytisus scoparius</i>	<i>Adenocarpus hispanicus</i>	<i>Genista florida</i>	<i>Genista cinerea</i>
1994	octubre	<i>Cistus laurifolius</i>	<	<	<	<	<
		<i>Genista florida</i>	>	>	>		>
		<i>Genista cinerea</i>	>	>			
		<i>Adenocarpus hispanicus</i>		>			
	diciembre	<i>Cistus laurifolius</i>	<	<	<	<	<
		<i>Genista florida</i>		<			<
1995	febrero	<i>Cistus laurifolius</i>	<	<	<	<	<
		<i>Adenocarpus hispanicus</i>	>	>			>
		<i>Genista florida</i>	>	>			>
	abril	<i>Cistus laurifolius</i>	<	<	<	<	<
		<i>Adenocarpus hispanicus</i>	>	>			>
		<i>Genista florida</i>	>	>			
	junio	<i>Cistus laurifolius</i>	<	<	<	<	<
		<i>Adenocarpus hispanicus</i>	>	>			>
		<i>Genista florida</i>	>	>			
	agosto	<i>Cistus laurifolius</i>		<	<	<	<
		<i>Cytisus purgans</i>			<	<	<
		<i>Cytisus scoparius</i>			<	<	
	octubre	<i>Cistus laurifolius</i>		<	<	<	<
		<i>Cytisus purgans</i>			<	<	<
		<i>Cytisus scoparius</i>			<	<	<
	diciembre	<i>Cistus laurifolius</i>	<	<	<	<	<
		<i>Cytisus purgans</i>			<	<	<
		<i>Cytisus scoparius</i>			<	<	
		<i>Adenocarpus hispanicus</i>					>
1996	febrero	<i>Cistus laurifolius</i>	<	<	<	<	<
		<i>Adenocarpus hispanicus</i>	>	>			>
		<i>Genista florida</i>	>				
	abril	<i>Cistus laurifolius</i>	<	<	<	<	<
		<i>Adenocarpus hispanicus</i>	>				
	junio	<i>Cistus laurifolius</i>	<	<	<	<	<
		<i>Genista florida</i>	>				>
		<i>Adenocarpus hispanicus</i>					>
	agosto	<i>Cistus laurifolius</i>	<	<	<	<	<
		<i>Adenocarpus hispanicus</i>	>	>			>
		<i>Genista cinerea</i>		<		<	
		<i>Cytisus purgans</i>		<			
	octubre	<i>Cistus laurifolius</i>	<	<	<	<	<
		<i>Adenocarpus hispanicus</i>	>	>			>
		<i>Genista florida</i>	>	>			>
	diciembre	<i>Cistus laurifolius</i>	<	<	<	<	<
		<i>Cytisus purgans</i>		<	<		
		<i>Adenocarpus hispanicus</i>					>

Variación del nitrógeno amonio

El nitrógeno amonio remanente, absoluto y relativo, durante los 2 años de muestreo (Tab. 31, pág. 109, Figs. 40 y 41, pág. 110, Apéndice 11, pág. 252), siguió una tendencia general similar a la del nitrógeno total, pero más marcada, con una primera fase de disminución rápida durante los 6 primeros meses, seguida de una segunda fase de incremento, con subidas y bajadas, hasta el final del periodo de estudio.

La pérdida de amonio durante los 2 meses primeros, al igual que ocurría con la masa, carbono orgánico y nitrógeno total, está ocasionada, tanto por el lavado de los compuestos solubles como por la acción de la microflora y fauna del suelo sobre el material lábil de la hojarasca. El porcentaje inicial de tallos, hojas, flores y frutos de la hojarasca también influye en la pérdida de amonio durante esta primera fase. Sin embargo, al contrario de lo que sucedía con la masa, carbono orgánico y nitrógeno total, el contenido de nitrógeno total inicial de las fracciones no parece contribuir a la pérdida de amonio registrado en el primer muestreo, ya que, en este caso, *C. purgans* y *C. scoparius* perdieron más amonio que la mayoría de arbustos, a pesar de tener un porcentaje alto de frutos (vainas), fracción ésta con un contenido de nitrógeno total inicial menor que el resto de fracciones de la hojarasca.

Tab. 31. Nitrógeno amonio remanente, absoluto (ppm) y relativo (%), de la hojarasca de los 6 arbustos durante el periodo de enterramiento. *C. purgans* (Cp), *C. scoparius* (Cs), *A. hispanicus* (Ah), *G. florida* (Gf), *G. cinerea* (Gc) y *C. laurifolius* (Cl).
Se indica la media y el error estándar del nitrógeno amonio absoluto.

Días	Absoluto						Relativo					
	Cp	Cs	Ah	Gf	Gc	Cl	Cp	Cs	Ah	Gf	Gc	Cl
0	433.3	386.7	308.3	366.7	455.8	189.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0
	± 33.9	± 27.0	± 15.8	± 22.4	± 2.2	± 5.9						
59	215.2	241.4	220.6	284.2	232.7	165.6	49.6	62.4	71.5	77.5	51.0	87.6
	± 3.8	± 18.6	± 10.3	± 9.6	± 9.0	± 5.5						
122	183.6	245.9	241.0	322.5	248.6	194.7	42.4	63.6	78.2	87.9	54.5	103.0
	± 21.5	± 11.7	± 12.4	± 21.0	± 10.4	± 10.6						
179	115.3	148.8	152.9	193.0	139.9	121.5	26.6	38.5	49.6	52.6	30.7	64.3
	± 4.9	± 4.7	± 6.0	± 8.9	± 6.2	± 4.5						
240	166.7	152.9	181.7	211.9	196.5	133.1	38.5	39.5	58.9	57.8	43.1	70.4
	± 3.4	± 3.7	± 4.3	± 12.9	± 12.6	± 3.6						
300	170.7	173.7	208.0	265.5	170.1	169.0	39.4	44.9	67.5	72.4	37.3	89.4
	± 4.1	± 1.3	± 10.4	± 9.0	± 4.8	± 1.1						
359	158.9	213.9	248.7	248.9	247.6	182.3	36.7	55.3	80.7	67.9	54.3	96.5
	± 8.2	± 9.7	± 11.9	± 15.8	± 6.4	± 6.8						
419	196.3	256.7	290.8	296.7	283.7	190.7	45.3	66.4	94.3	80.9	62.2	100.9
	± 15.0	± 7.3	± 9.4	± 12.4	± 19.9	± 6.6						
478	235.2	322.5	316.7	285.0	235.4	185.9	54.3	83.4	102.7	77.7	51.6	98.4
	± 4.2	± 11.4	± 3.6	± 7.6	± 5.9	± 2.9						
537	236.7	280.8	262.2	244.0	227.5	197.5	54.6	72.6	85.0	66.5	49.9	104.5
	± 1.5	± 6.5	± 9.2	± 3.2	± 7.3	± 8.5						
597	235.1	254.0	229.8	245.5	219.3	180.3	54.2	65.7	74.5	66.9	48.1	95.4
	± 14.1	± 10.0	± 7.4	± 6.0	± 5.1	± 7.9						
658	210.3	250.8	279.2	280.0	232.8	225.8	48.5	64.9	90.5	76.4	51.1	119.5
	± 8.0	± 4.7	± 13.9	± 6.3	± 15.2	± 17.3						
719	206.5	218.7	256.1	276.7	212.3	193.7	47.6	56.5	83.0	75.4	46.6	102.5
	± 17.0	± 5.1	± 9.6	± 7.4	± 5.6	± 11.8						
779	231.7	247.2	266.7	313.3	198.4	210.6	53.5	63.9	86.5	85.4	43.5	111.4
	± 7.2	± 4.0	± 12.5	± 12.3	± 3.5	± 8.5						

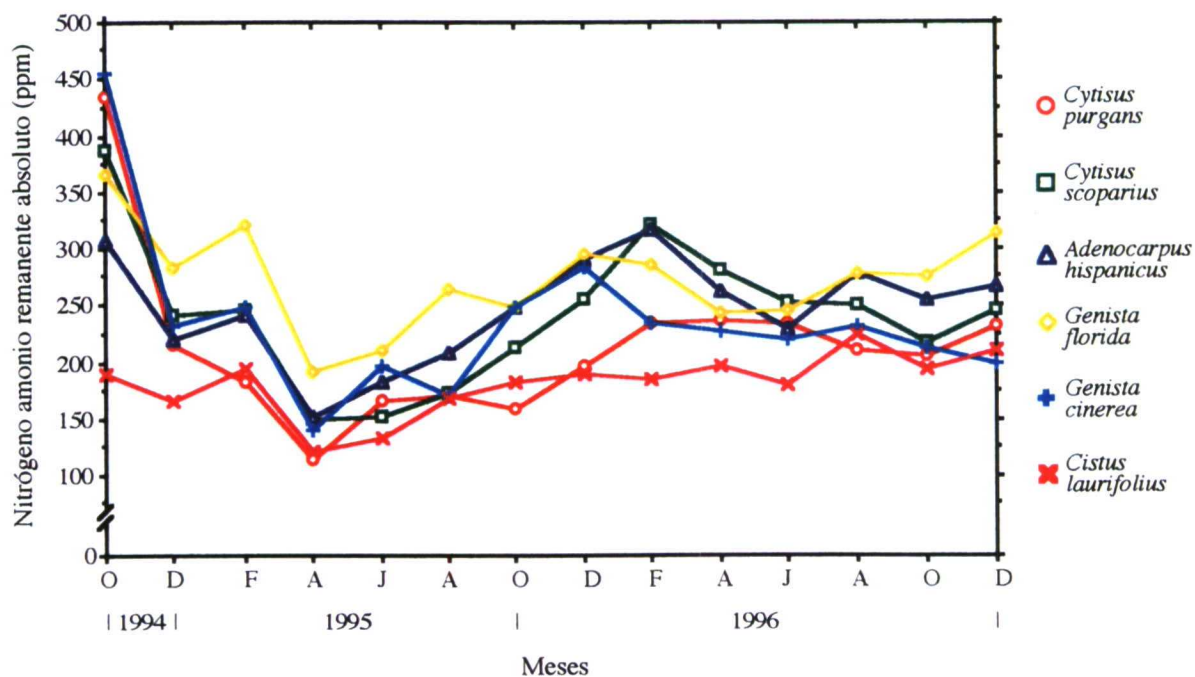


Fig. 40. Nitrógeno amonio absoluto (ppm) remanente de la hojarasca de los 6 arbustos durante el periodo de enterramiento.

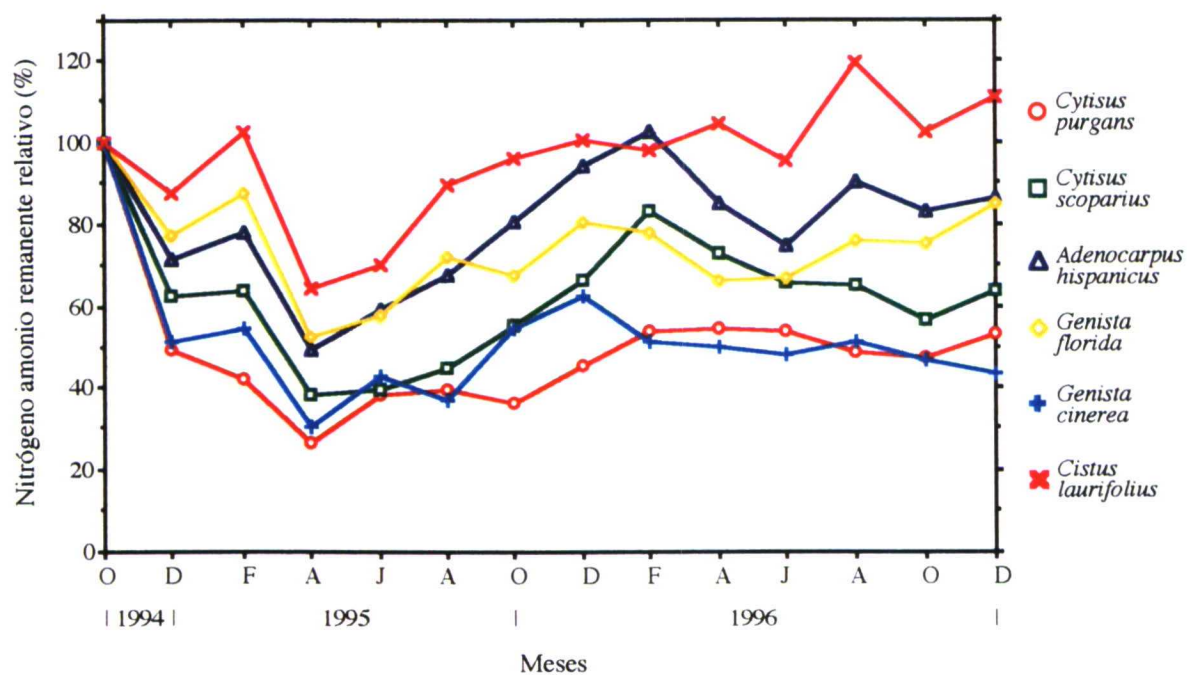


Fig. 41. Nitrógeno amonio relativo (%) remanente de la hojarasca de los 6 arbustos durante el periodo de enterramiento.

A partir del tercer muestreo, en el que se observó en todos los arbustos el valor mínimo, la concentración de amonio fue aumentando, igual que en caso del nitrógeno total, con subidas y bajadas, hasta el final del proceso de descomposición, produciéndose incrementos por encima del contenido inicial en *A. hispanicus* y *C. laurifolius* (Fig. 41, pág 110). En la última recogida, *G. cinerea* mostró la cantidad menor de amonio y *G. florida* la mayor, sin superar el valor inicial. Sin embargo, *G. cinerea* fue quien más amonio perdió con relación a la cantidad inicial, mientras que *C. laurifolius* presentó un incremento que sobrepasó el contenido de amonio medido al comienzo del proceso de descomposición.

Como sucedió con el nitrógeno total remanente, durante la segunda fase del proceso de descomposición el amonio aumentó con la pérdida de masa en los 6 arbustos, como se observa, desde de la tercera recogida, en la gráfica de la masa remanente con el contenido de nitrógeno amonio absoluto (Fig. 42, pág. 111). No obstante, las regresiones lineales realizadas entre la pérdida de masa y el incremento de nitrógeno amonio solo arrojaron resultados significativos ($P < 0.05$) para *C. purgans* ($R^2 = 0.654$, $F = 17.005$, $P = 0.0026$), *G. florida* ($R^2 = 0.489$, $F = 8.63$, $P = 0.0166$) y *C. laurifolius* ($R^2 = 0.691$, $F = 20.149$, $P = 0.0015$). También se observa, como en el caso del nitrógeno total, una convergencia en la concentración de amonio remanente con respecto al inicial, que en este caso afecta a todos los arbustos.

Las regresiones exponenciales entre el amonio remanente de la hojarasca enterrada y el tiempo transcurrido en años (Fig. 43, pág. 112), igual que pasó con el nitrógeno total, señalan que solo *G. florida* y *G. cinerea* siguen el modelo exponencial simple negativo y, además, con un grado de ajuste no significativo ($P > 0.05$). En los demás arbustos, el amonio aumentó con el tiempo sin ajustarse significativamente ($P < 0.05$) al modelo exponencial simple positivo en ningún caso.

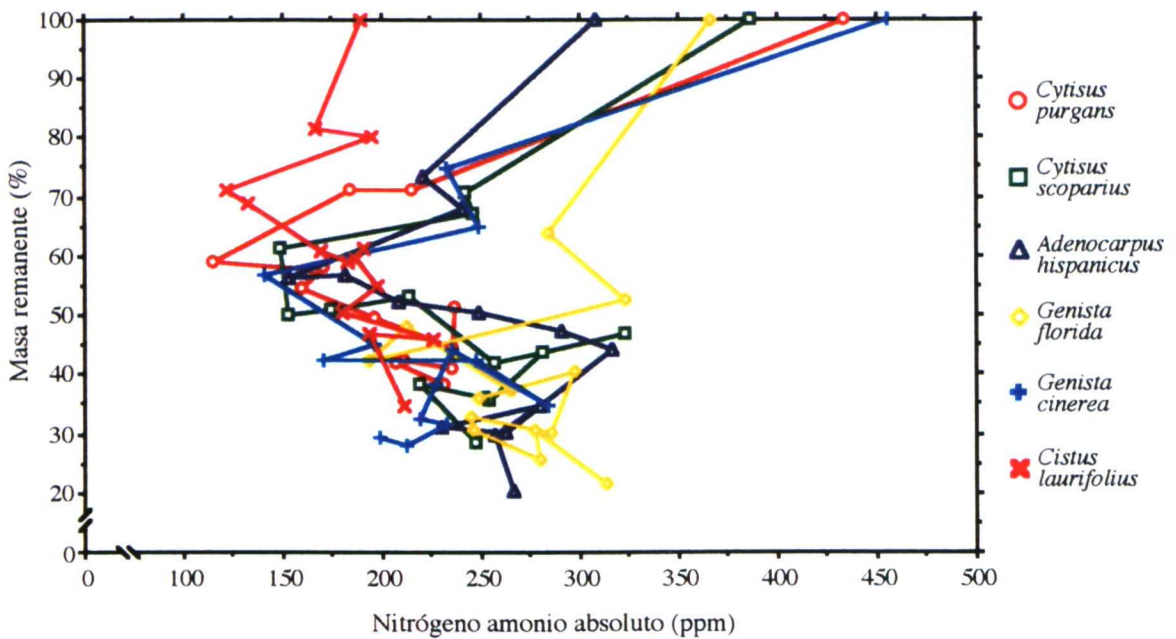


Fig. 42. Relación entre el nitrógeno amonio absoluto (ppm) y la masa (%) de la hojarasca remanente de los 6 arbustos durante el periodo de enterramiento.

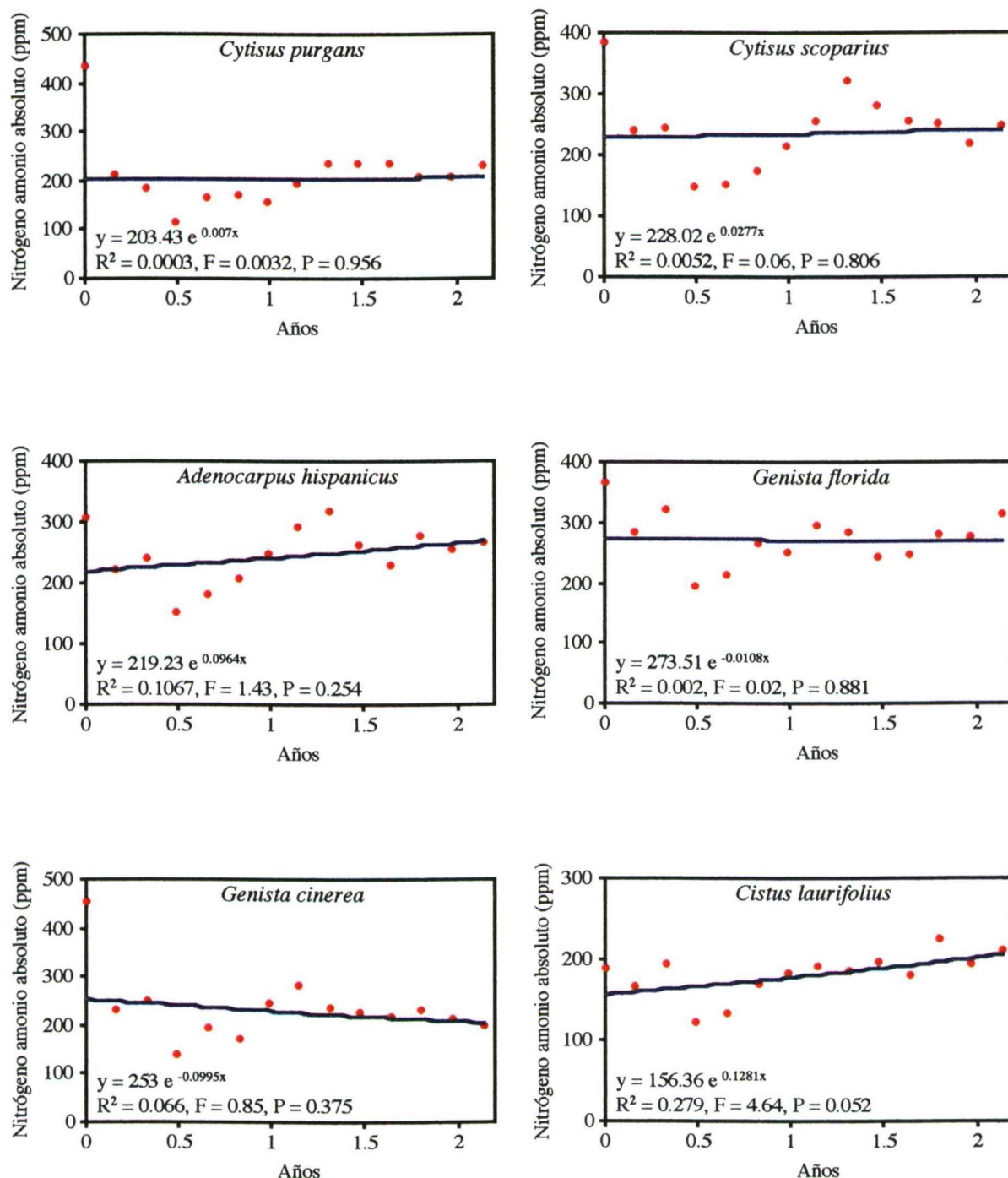


Fig. 43. Nitrógeno amonio absoluto (ppm) remanente de la descomposición de la hojarasca de los 6 arbustos ajustado al modelo exponencial simple negativo.

Para conocer si las diferencias en los contenidos de nitrógeno amonio remanentes eran significativas ($P < 0.05$), se realizó un análisis de la varianza paramétrico de 2 factores, mes y especie, el cual dio diferencias significativas para los meses, las especies y la interacción (Tab. 32, pág. 113). Como ocurrió con el nitrógeno total, los resultados de este análisis, con respecto al factor especie, corroboran que el amonio de la jara observado a lo largo del periodo de enterramiento (Tab. 31, pág. 109) es significativamente menor que el de las leguminosas.

Los resultados significativos de la interacción mes-especie, señalan que las tendencias observadas en uno de los factores, mes o especie ($P < 0.05$), no se cumplen cuando se estiman los

Tab. 32. Análisis de la varianza del nitrógeno amonio absoluto remanente de la hojarasca de los 6 arbustos durante el periodo de enterramiento con 2 factores (mes y especie). Nivel de significación, 0.05%. A. Diferencias LSD (Fisher) para el factor mes en cada una de las especies. Se indican solo aquellas comparaciones que resultan significativas ($>$, $<$ = $P < 0.05$).

Factor	F	P	Diferencias significativas
mes	105.015	0.0001	sí
especie	115.222	0.0001	sí
interacción	7.460	0.0001	sí (A)

A

			<i>Cytisus purgans</i>	<i>Cytisus scoparius</i>	<i>Adenocarpus hispanicus</i>	<i>Genista florida</i>	<i>Genista cinerea</i>	<i>Cistus laurifolius</i>
1994	octubre	<i>Cistus laurifolius</i>	<	<	<	<	<	
		<i>Adenocarpus hispanicus</i>	<	<		<	<	
		<i>Genista florida</i>	<				<	
		<i>Cytisus scoparius</i>	<				>	
	diciembre	<i>Cistus laurifolius</i>	<	<	<	<	<	
		<i>Genista florida</i>	>	>	>			
		<i>Genista cinerea</i>	>		>			
1995	febrero	<i>Cistus laurifolius</i>		<	<	<	<	
		<i>Genista florida</i>	>	>	>		>	
		<i>Cytisus purgans</i>		<	<		<	
	abril	<i>Genista florida</i>	>	>	>		>	
		<i>Cytisus purgans</i>		<	<		<	
		<i>Cistus laurifolius</i>		<	<	<		
	junio	<i>Cistus laurifolius</i>	<		<	<	<	
		<i>Genista florida</i>	>	>	>			
		<i>Cytisus scoparius</i>			<		<	
		<i>Genista cinerea</i>	>					
	agosto	<i>Adenocarpus hispanicus</i>	>	>		<	>	>
		<i>Genista florida</i>	>	>			>	>
	octubre	<i>Cistus laurifolius</i>		<	<	<	<	
		<i>Cytisus purgans</i>		<	<	<	<	
		<i>Cytisus scoparius</i>			<	<	<	
	diciembre	<i>Cistus laurifolius</i>		<	<	<	<	
		<i>Cytisus purgans</i>		<	<	<	<	
		<i>Cytisus scoparius</i>			<	<		
1996	febrero	<i>Cistus laurifolius</i>	<	<	<	<	<	
		<i>Genista cinerea</i>		<	<	<		
		<i>Genista florida</i>	>	<				
		<i>Cytisus purgans</i>		<	<			
	abril	<i>Cistus laurifolius</i>	<	<	<	<	<	
		<i>Genista cinerea</i>		<	<			
		<i>Cytisus scoparius</i>	>			>		
	junio	<i>Cistus laurifolius</i>	<	<	<	<	<	
		<i>Genista cinerea</i>		<				
	agosto	<i>Cytisus purgans</i>		<	<	<		
		<i>Adenocarpus hispanicus</i>					>	>
		<i>Genista florida</i>					>	>
	octubre	<i>Genista florida</i>	>	>			>	>
		<i>Adenocarpus hispanicus</i>	>	>			>	>
	diciembre	<i>Adenocarpus hispanicus</i>	>			<	>	>
		<i>Genista florida</i>	>	>			>	>
		<i>Genista cinerea</i>	<	<				
		<i>Cistus laurifolius</i>		<				

niveles del otro. Así, el amonio registrado en *G. florida* es mayor y el de *C. laurifolius* menor, que el de los demás arbustos, en la mayoría de los meses. También hubo casos sin diferencias significativas, como por ejemplo, en junio de 1995 entre *C. laurifolius* y *C. scoparius*.

Variación del nitrógeno nitrato

El nitrógeno nitrato remanente, absoluto y relativo, de la descomposición de la hojarasca de los 6 arbustos (Tab. 33, pág. 114, Figs. 44 y 45, pág. 115, Apéndice 11, pág. 252), mostró una tendencia general similar a las del nitrógeno total y el amonio, con una primera fase de descenso durante los 4 primeros meses, seguida de una segunda fase de incremento, con subidas y bajadas, hasta el final del periodo de enterramiento.

El descenso de nitrato en los 2 primeros meses, más pronunciado que el ocurrido con el nitrógeno total y el amonio, se explica también por el lavado de los componentes solubles de la hojarasca y por la actividad descomponedora de la microflora y fauna del suelo sobre el material lábil de la hojarasca, aunque, en este caso, el lavado quizá tenga una influencia mayor debido a la solubilidad del ion NO₃⁻. El porcentaje inicial de las fracciones de la hojarasca también influye en la pérdida de nitrato registrada en el primer muestreo. En cambio, como ocurrió con el amonio, *C. purgans* y *C. scoparius*, con un porcentaje inicial de frutos (vainas) alto, perdieron más nitrato que el resto de arbustos, lo que sugiere que no es el contenido de nitrógeno total inicial de las fracciones lo que influye en la pérdida de nitrato observado en la primera recogida, sino la concentración mayor de nitrato de esta fracción con respecto a las demás.

Tab. 33. Nitrógeno nitrato remanente, absoluto (ppm) y relativo (%), de la hojarasca de los 6 arbustos durante el periodo de enterramiento. *C. purgans* (Cp), *C. scoparius* (Cs), *A. hispanicus* (Ah), *G. florida* (Gf), *G. cinerea* (Gc) y *C. laurifolius* (Cl).
Se indica la media y el error estándar del nitrógeno nitrato absoluto.

Días	Absoluto						Relativo					
	Cp	Cs	Ah	Gf	Gc	Cl	Cp	Cs	Ah	Gf	Gc	Cl
0	105.2 ± 0.9	108.0 ± 9.5	110.0 ± 2.7	101.1 ± 4.7	93.5 ± 0.4	89.0 ± 1.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0
59	58.4 ± 0.8	69.7 ± 1.2	76.1 ± 1.8	66.9 ± 2.3	66.0 ± 0.5	71.2 ± 2.0	55.5	64.5	69.1	66.2	70.6	80.0
122	54.1 ± 2.0	61.0 ± 1.7	63.0 ± 2.2	54.0 ± 1.5	61.0 ± 1.4	71.7 ± 5.8	51.4	56.4	57.2	53.4	65.3	80.5
179	53.1 ± 2.0	74.4 ± 2.6	75.8 ± 2.6	66.0 ± 1.4	75.5 ± 2.9	78.7 ± 4.0	50.4	69.9	68.9	62.2	80.7	88.3
240	77.8 ± 2.7	74.1 ± 2.4	78.9 ± 6.2	80.2 ± 2.5	81.6 ± 8.1	79.3 ± 4.7	73.9	68.6	71.7	79.3	87.3	89.1
300	58.0 ± 0.9	63.4 ± 1.3	75.0 ± 5.2	76.2 ± 2.8	74.8 ± 1.8	71.7 ± 2.4	55.1	58.7	68.1	75.4	80.0	80.6
359	65.4 ± 1.1	79.0 ± 2.7	89.7 ± 1.6	100.1 ± 3.5	84.0 ± 3.4	80.9 ± 2.5	62.1	73.1	81.6	99.0	89.8	90.9
419	73.0 ± 5.8	81.0 ± 0.5	84.5 ± 2.0	81.7 ± 5.8	77.6 ± 2.1	76.5 ± 1.9	69.4	75.0	76.8	80.8	83.1	85.9
478	81.6 ± 3.7	86.0 ± 3.4	74.3 ± 1.2	71.7 ± 0.4	70.9 ± 1.1	65.3 ± 2.5	77.5	79.6	67.5	71.0	75.8	73.4
537	66.4 ± 2.7	73.5 ± 5.6	72.8 ± 2.9	66.5 ± 0.5	67.2 ± 0.4	68.5 ± 2.9	63.1	68.1	66.1	65.7	72.0	77.0
597	72.0 ± 1.5	72.1 ± 0.6	76.1 ± 1.3	76.7 ± 2.0	76.4 ± 2.0	83.9 ± 1.7	68.5	66.7	69.1	75.8	81.7	94.2
658	65.6 ± 3.6	70.2 ± 2.2	65.4 ± 2.5	76.2 ± 4.4	64.2 ± 1.5	68.7 ± 3.5	62.3	65.0	59.4	75.4	68.7	77.1
719	58.4 ± 1.3	62.5 ± 1.5	62.1 ± 2.7	69.3 ± 0.8	77.6 ± 5.6	61.7 ± 1.2	55.5	57.8	56.4	68.6	83.0	69.3
779	78.2 ± 1.7	83.5 ± 1.7	84.0 ± 4.4	85.5 ± 3.0	84.8 ± 1.7	84.2 ± 2.4	74.3	77.3	76.4	84.6	90.7	94.5

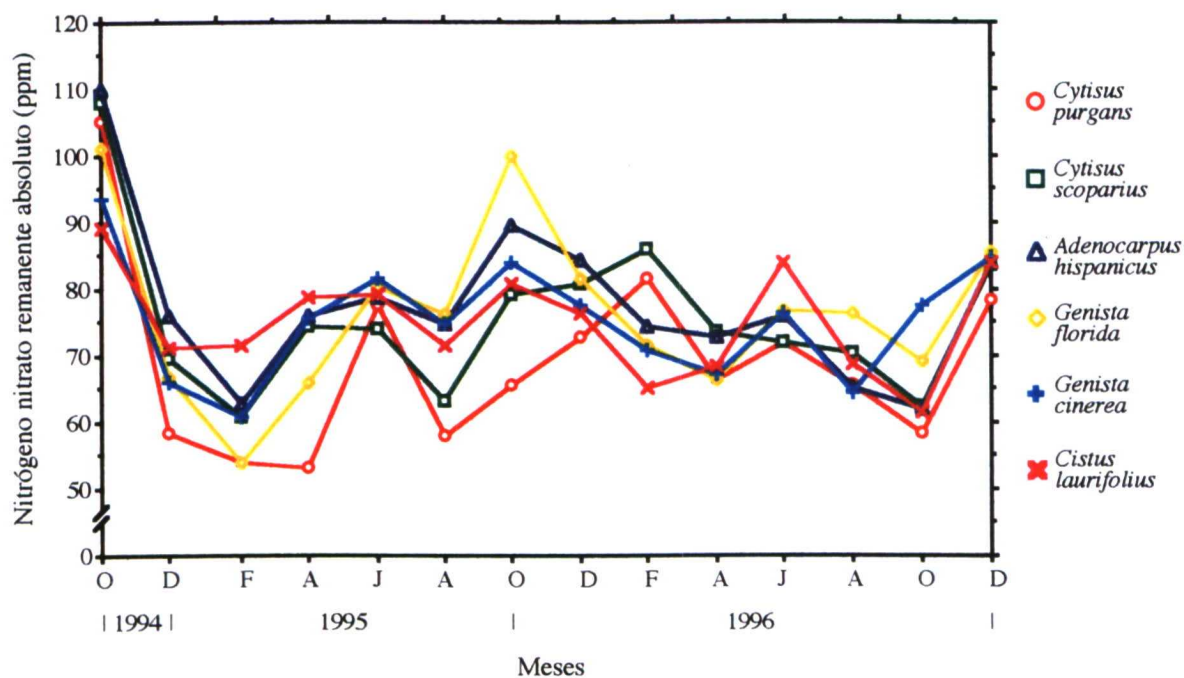


Fig. 44. Nitrógeno nitrato absoluto (ppm) remanente de la hojarasca de los 6 arbustos durante el periodo de enterramiento.

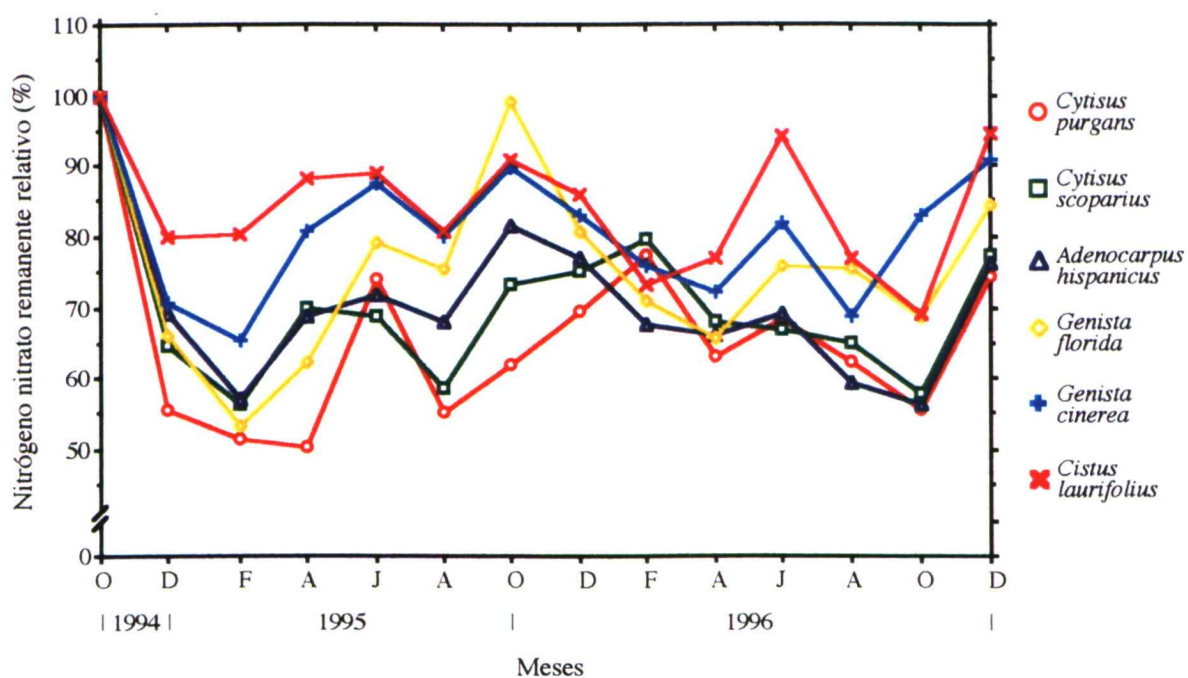


Fig. 45. Nitrógeno nitrato relativo (%) remanente de la hojarasca de los 6 arbustos durante el periodo de enterramiento.

A partir del cuarto mes, donde se observó el valor mínimo para la mayoría de las 6 especies, la concentración de nitrato fue aumentando, igual que en el caso del nitrógeno total y el amonio, con subidas y bajadas, hasta el final del periodo de enterramiento, pero no se produjeron incrementos por encima del contenido inicial en ningún arbusto (Fig. 45, pág. 115). En el último muestreo, *C. purgans* tuvo la cantidad menor de nitrato y *G. florida*, la mayor. Igualmente, *C. purgans* fue quien más nitrato perdió con relación a la cantidad inicial, mientras que *C. laurifolius* la que menos.

El nitrato remanente, durante la segunda fase del proceso de descomposición, aumentó con la pérdida de masa en los 6 arbustos, tal como ocurrió con el nitrógeno total y el amonio y, como se observa, desde el segundo muestreo, en la representación de la masa remanente frente al contenido de nitrógeno nitrato absoluto (Fig. 46, pág. 116). En este caso, las regresiones lineales hechas entre la pérdida de masa y el incremento de nitrógeno nitrato no dieron resultados significativos ($P < 0.05$) para ningún arbusto. También se aprecia una convergencia en la concentración de nitrato remanente en relación al de partida, aunque menor que la que aparecía para el nitrógeno total y el amonio, que incluye a todos los arbustos.

A diferencia de lo sucedido con el nitrógeno total y el amonio, las regresiones exponenciales entre el nitrógeno nitrato remanente de la hojarasca enterrada de los 6 arbustos y el tiempo transcurrido en años (Fig. 47, pág. 117) indican que *C. scoparius*, *A. hispanicus*, *G. cinerea* y *C. laurifolius* siguen el modelo exponencial simple negativo, pero con un grado de ajuste no significativo ($P > 0.05$). En *C. purgans* y *G. florida*, el nitrógeno nitrato aumentó ligeramente con el tiempo, pero sin ajustarse de forma significativa ($P < 0.05$) al modelo exponencial simple positivo.

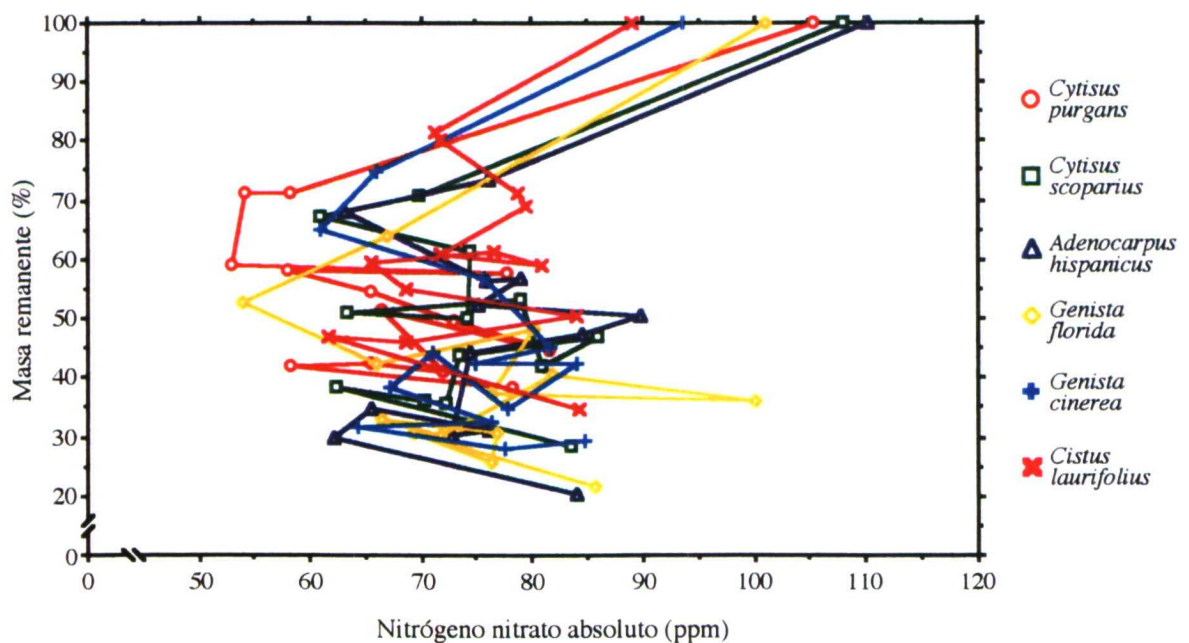


Fig. 46. Relación entre el nitrógeno nitrato absoluto (ppm) y la masa (%) de la hojarasca remanente de los 6 arbustos durante el periodo de enterramiento.

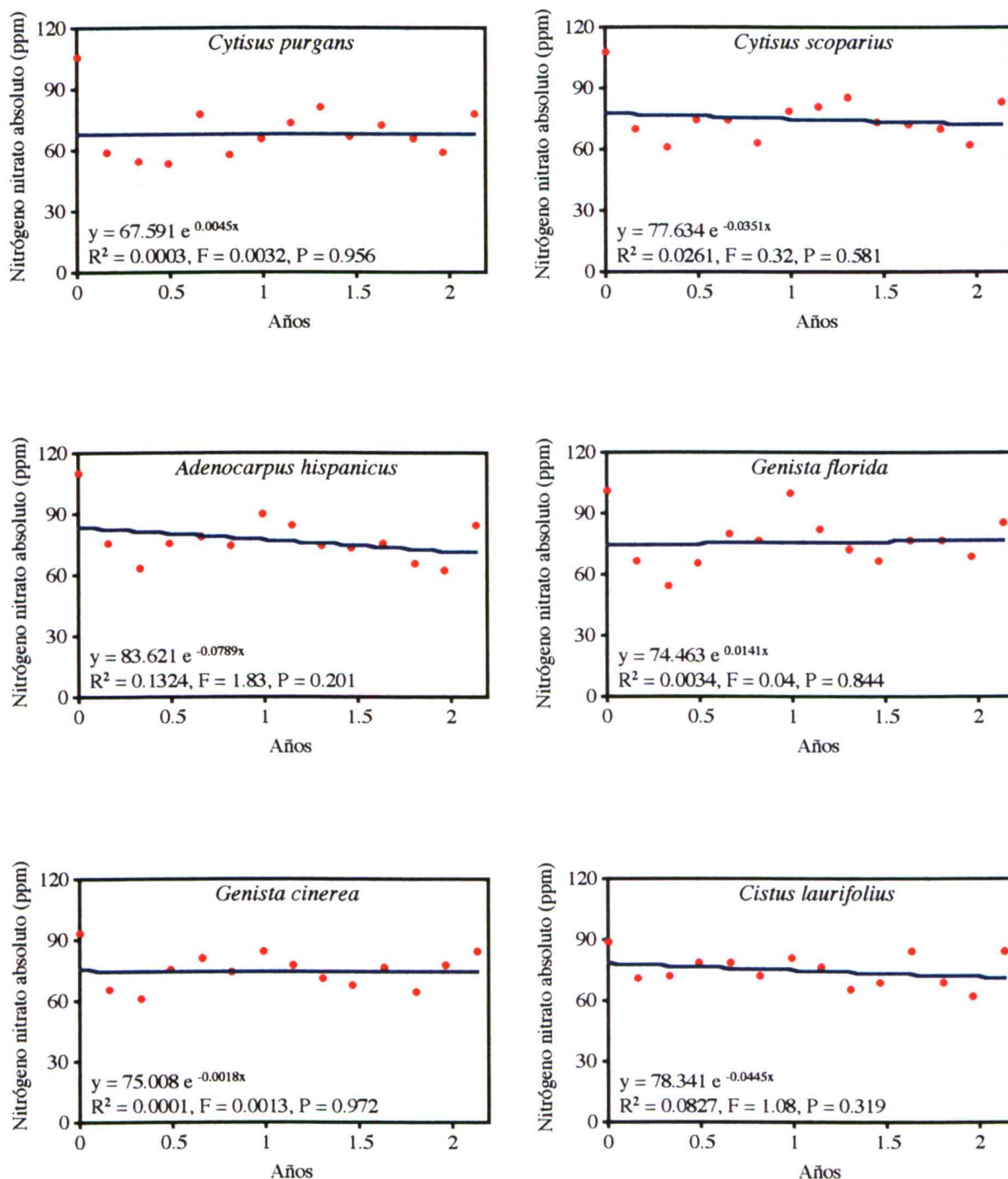


Fig. 47. Nitrógeno nitrato absoluto (ppm) remanente de la descomposición de la hojarasca de los 6 arbustos ajustado al modelo exponencial simple negativo.

Las diferencias observadas en los contenidos de nitrato remanente de la hojarasca se confirmaron con un análisis de la varianza paramétrico de 2 factores, mes y especie, el cual dio diferencias significativas ($P < 0.05$) para los meses, para las especies y para la interacción (Tab. 34, pág. 118). En este caso, la jara no se distingue por tener menor contenido de nitrato que las leguminosas, como ocurría con el nitrógeno total y el amonio. Así, los resultados del análisis con las especies confirman que el nitrato de la jara solo es significativamente mayor que el de *C. purgans* a lo largo del periodo de enterramiento (Tab. 33, pág. 114).

Los resultados significativos de la interacción mes-especie, indican, una vez más, que las tendencias observadas en uno de los factores, mes o especie ($P < 0.05$), no se mantienen al considerar los niveles del otro. Según esto, las diferencias encontradas en la interacción corroboran que, en general, el contenido de nitrato observado en *G. florida* es mayor y el de *C. purgans* menor, que el del resto de los arbustos, en la mayoría de los meses muestreados. Sin embargo, se dieron casos en los que no se presentaron diferencias significativas, como por ejemplo, en febrero de 1996 entre *A. hispanicus* y *C. purgans*.

Tab. 34. Análisis de la varianza del nitrógeno nitrato absoluto remanente de la hojarasca de los 6 arbustos durante el periodo de enterramiento con 2 factores (mes y especie). Nivel de significación, 0.05%. A. Diferencias LSD (Fisher) para el factor mes en cada una de las especies. Se indican solo aquellas comparaciones que resultan significativas ($>$, $<$ = $P < 0.05$).

Factor	F	P	Diferencias significativas
mes	64.576	0.0001	sí
especie	17.412	0.0001	sí
interacción	4.345	0.0001	sí (A)

A

			<i>Cytisus purgans</i>	<i>Cytisus scoparius</i>	<i>Adenocarpus hispanicus</i>	<i>Genista florida</i>	<i>Genista cinerea</i>	<i>Cistus laurifolius</i>
1994	octubre	<i>Cistus laurifolius</i>	<	<	<	<		
		<i>Genista cinerea</i>	<	<	<			
	diciembre	<i>Cytisus purgans</i>		<	<	<	<	<
		<i>Adenocarpus hispanicus</i>				>	>	
1995	febrero	<i>Cistus laurifolius</i>	>	>	>	>	>	
		<i>Cytisus purgans</i>		<	<		<	
		<i>Genista florida</i>		<	<		<	
	abril	<i>Genista florida</i>	>	<	<		<	<
		<i>Cytisus purgans</i>		<	<		<	<
	agosto	<i>Cytisus purgans</i>			<	<	<	<
		<i>Cytisus scoparius</i>			<	<	<	<
	octubre	<i>Genista florida</i>	>	>			>	>
		<i>Cytisus purgans</i>		<	<		<	<
		<i>Cytisus scoparius</i>			<			
	diciembre	<i>Cytisus purgans</i>		<	<	<		
1996	febrero	<i>Cytisus purgans</i>				>	>	>
		<i>Cytisus scoparius</i>			>	>	>	>
		<i>Adenocarpus hispanicus</i>						>
	junio	<i>Cistus laurifolius</i>	>	>				
	agosto	<i>Genista florida</i>	>		>		>	
	octubre	<i>Genista florida</i>	>		>			>
		<i>Genista cinerea</i>	>	>	>			>

Variación de la relación C/N

La relación C/N, absoluta y relativa (Tab. 35, pág. 119, Figs. 48 y 49, pág. 120, Apéndice 11, pág. 252), mostró una tendencia general a la disminución, con un leve descenso durante los primeros 4 meses, seguida de una subida en el tercer muestreo, para luego disminuir hasta el octavo y, de nuevo, aumentar, con subidas y bajadas, hasta el final del periodo de estudio. Este comportamiento es, en cierto modo, inverso al del nitrógeno, ya que cuando la relación C/N es alta, el contenido de nitrógeno es bajo y viceversa.

Durante los 2 primeros meses, al contrario de lo que sucedió en los casos anteriores, no se produjo un descenso importante en la razón C/N, probablemente debido a que el lavado afectó a los constituyentes solubles de carbono y nitrógeno por igual. Además, ni el porcentaje inicial de cada una de las fracciones de la hojarasca, ni los contenidos iniciales de carbono orgánico y nitrógeno total influyeron en la disminución del C/N en esta fase.

Se observó que la diferencia entre las relaciones C/N de la jara y las leguminosas en la hojarasca antes de enterrar, se mantuvo a lo largo de todo el proceso de descomposición. Los valores altos de la C/N en la hojarasca de la cistácea indica una gran eficiencia en el uso del nitrógeno, mientras que los bajos de la hojarasca de las leguminosas señalan mayores tasas de reciclado de nitrógeno (Schimel *et al.*, 1997) y, por lo tanto, mayores porcentajes de mineralización con respecto a la jara, cuya relación C/N favorece la humificación de la hojarasca (Duchaufour, 1987, De Neve & Hofman, 1996)

Tab. 35. Relación C/N remanente, absoluta y relativa (%), de la hojarasca de los 6 arbustos durante el periodo de enterramiento. *C. purgans* (Cp), *C. scoparius* (Cs), *A. hispanicus* (Ah), *G. florida* (Gf), *G. cinerea* (Gc) y *C. laurifolius* (Cl). Se indica la media y el error estándar de la relación C/N absoluta.

Días	Absoluta						Relativa					
	Cp	Cs	Ah	Gf	Gc	Cl	Cp	Cs	Ah	Gf	Gc	Cl
0	10.6 ± 0.6	9.9 ± 0.8	9.3 ± 0.3	6.7 ± 0.5	8.2 ± 0.4	15.3 ± 0.4	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0
59	9.6 ± 0.8	9.0 ± 0.5	8.2 ± 0.9	6.4 ± 0.3	8.8 ± 1.4	15.4 ± 1.7	91.2	90.4	88.0	95.6	106.9	100.7
122	10.7 ± 1.2	9.8 ± 0.3	7.0 ± 0.3	6.5 ± 0.3	9.4 ± 0.4	13.4 ± 0.8	101.1	98.5	75.1	95.8	114.4	87.7
179	14.2 ± 1.0	12.7 ± 0.7	8.8 ± 0.7	7.8 ± 0.5	11.6 ± 1.5	16.8 ± 0.5	133.9	128.6	94.9	116.4	141.7	110.2
240	11.9 ± 0.3	12.0 ± 0.9	8.0 ± 0.3	6.6 ± 0.4	8.9 ± 0.3	16.1 ± 0.8	112.8	121.0	85.9	97.9	109.0	105.7
300	11.8 ± 0.4	10.7 ± 0.9	7.7 ± 0.6	7.4 ± 0.7	8.4 ± 0.3	14.4 ± 1.0	111.3	108.4	83.0	110.3	102.7	94.6
359	10.8 ± 0.5	8.9 ± 0.4	7.2 ± 0.5	6.8 ± 0.5	7.1 ± 0.6	14.0 ± 1.0	102.2	89.6	77.9	100.4	87.2	91.7
419	9.1 ± 0.6	8.4 ± 0.2	6.2 ± 0.3	5.2 ± 0.2	7.5 ± 0.5	10.9 ± 0.2	86.1	84.6	66.5	77.8	92.1	71.5
478	8.4 ± 0.7	7.7 ± 0.6	5.9 ± 0.1	5.4 ± 0.3	7.4 ± 0.3	10.8 ± 0.3	79.7	77.6	63.9	79.7	89.9	70.8
537	7.5 ± 0.7	7.6 ± 0.4	7.3 ± 0.5	5.8 ± 0.5	7.5 ± 1.1	11.2 ± 0.8	70.6	76.7	78.3	86.2	91.2	73.7
597	7.5 ± 0.4	7.4 ± 0.5	7.3 ± 0.6	5.3 ± 0.3	8.2 ± 0.5	10.3 ± 0.4	71.0	75.0	78.1	78.9	100.5	67.8
658	9.1 ± 0.2	7.3 ± 0.4	6.1 ± 0.4	6.3 ± 0.3	8.4 ± 1.0	11.9 ± 1.0	85.8	73.5	65.4	92.9	102.3	77.8
719	8.4 ± 0.7	8.0 ± 0.9	7.0 ± 0.2	6.0 ± 0.2	8.6 ± 1.0	10.4 ± 0.4	79.3	80.4	75.4	89.7	105.6	68.3
779	9.6 ± 0.4	8.1 ± 0.7	6.7 ± 0.4	7.2 ± 0.4	9.8 ± 1.1	12.6 ± 0.4	90.5	81.3	71.8	107.5	119.5	82.8

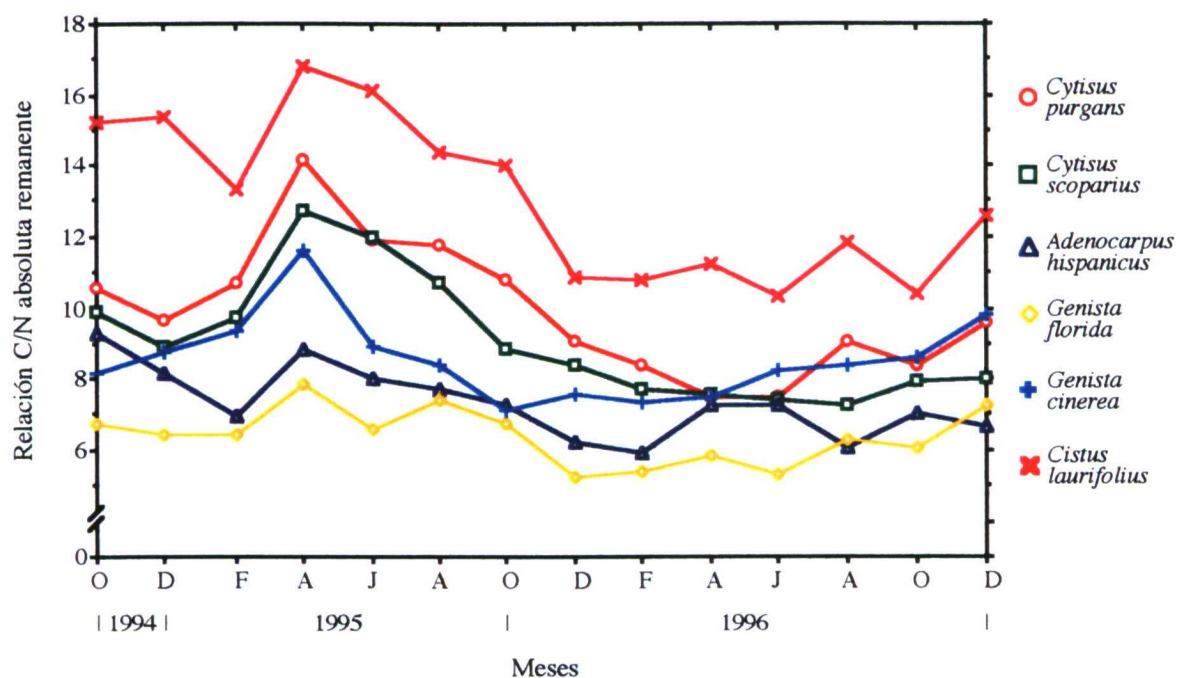


Fig. 48. Relación C/N absoluta remanente de la hojarasca de los 6 arbustos durante el periodo de enterramiento.

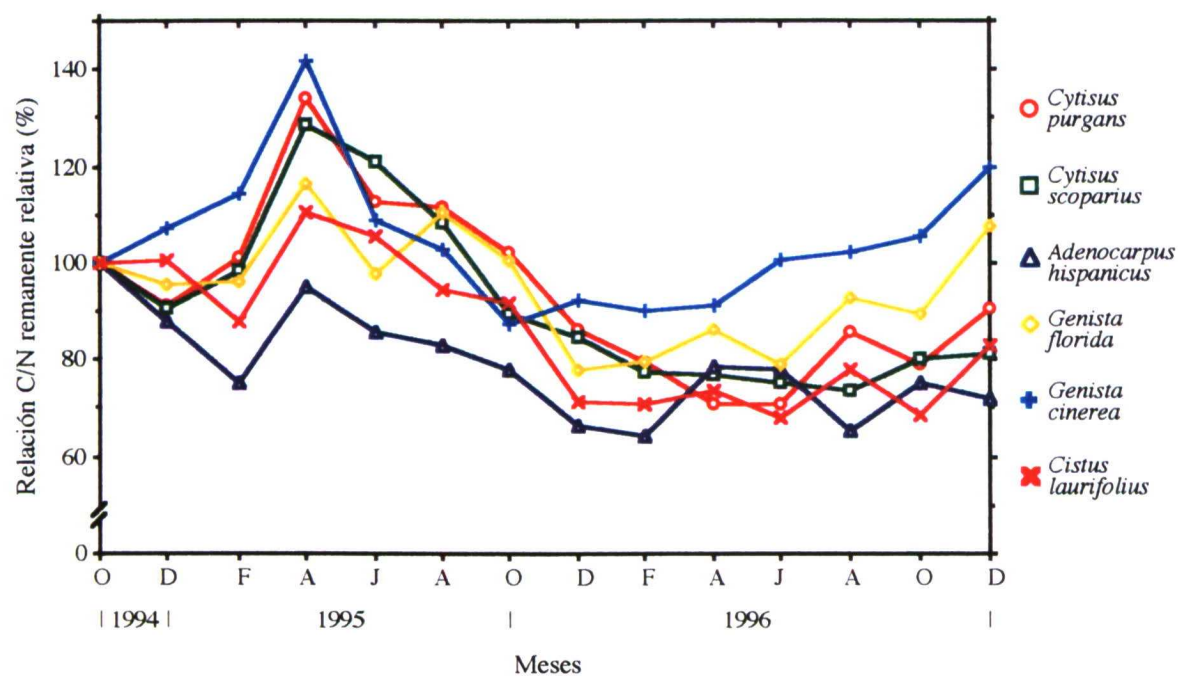


Fig. 49. Relación C/N relativa (%) remanente de la hojarasca de los 6 arbustos durante el periodo de enterramiento

Para la mayoría de los nutrientes, suele haber una primera etapa de inmovilización por los microorganismos descomponedores. Según esto, el incremento de nitrógeno en la hojarasca refleja tal inmovilización y se plasma en su relación C/N que disminuye con el tiempo (Pardo *et al.*, 1997). Además, el cociente C/N indica la relación que existe entre la dinámica del nitrógeno y la de la masa en el transcurso del proceso de descomposición. Así, cuando la relación C/N aumenta, el nitrógeno se libera por lixiviado o mineralización; si disminuye, el nitrógeno se acumula de forma biológica, física o química y, si permanece constante, el nitrógeno sigue un modelo similar al de la masa (Lousier & Parkinson, 1978). De acuerdo con esto, la relación C/N más alta en todos los arbustos observada en la tercera recogida (Fig. 48, pág. 120) indicaría la mineralización máxima del nitrógeno de la hojarasca, mientras que la relación C/N mínima para la mayoría de los arbustos registrada en el octavo muestreo reflejaría la acumulación máxima del nitrógeno en la hojarasca.

Aunque hay una tendencia general a la disminución, se registraron subidas y bajadas, produciéndose incrementos por encima del cociente C/N inicial en todos los arbustos excepto en *A. hispanicus* (Fig. 49, pág. 120). En la última recogida, *A. hispanicus* obtuvo la relación C/N menor y *C. laurifolius* la mayor, sin superar el valor inicial. Igualmente, *A. hispanicus* registró el descenso mayor en relación al cociente inicial, mientras que *G. cinerea* presentó un incremento que sobrepasó el cociente C/N medido al comienzo del proceso de descomposición.

Como ocurrió con la masa y el carbono orgánico, las regresiones exponenciales entre la relación C/N remanente de la hojarasca enterrada de los 6 arbustos y el tiempo transcurrido en años (Fig. 50, pág. 122) siguieron el modelo exponencial simple negativo en los 6 arbustos, pero con un grado de ajuste significativo ($P < 0.05$) solo en *C. purgans*, *C. scoparius*, *A. hispanicus* y *C. laurifolius*. En estos 4 arbustos los valores de R^2 , que oscilaron entre 0.379 (*C. purgans*) y 0.577 (*C. laurifolius*), indican que el modelo exponencial explica entre el 37.9% y el 57.7% de la variación del descenso en la relación C/N con el tiempo. *G. florida* y *G. cinerea* no se ajustan de forma significativa, posiblemente debido a su relación C/N inicial baja con respecto a los demás arbustos.

Con el fin de comprobar si las diferencias observadas en los cocientes C/N a lo largo del periodo de enterramiento eran significativas ($P < 0.05$), se realizó un análisis de la varianza paramétrico de 2 factores, mes y especie, el cual dio diferencias significativas para los meses, las especies y la interacción (Tab. 36, pág. 123). Los resultados de este análisis, con respecto al factor especie, confirman que el cociente C/N de la jara observado a lo largo del periodo de enterramiento (Tab. 35, pág. 119) es significativamente mayor que el de todas las leguminosas.

Los resultados significativos de la interacción mes-especie, señalan, como en los casos anteriores, que las tendencias observadas en uno de los factores, mes o especie ($P < 0.05$), no se conservan al analizar los niveles del otro. Las diferencias obtenidas en la interacción ratifican que, en general, la relación C/N observada en *C. laurifolius* es mayor y la de *G. florida* menor, que la de los demás arbustos, en la mayor parte de los meses. No obstante, se presentaron casos en los que no se dieron diferencias significativas, como por ejemplo, en febrero de 1995 entre *A. hispanicus* y *G. florida*.

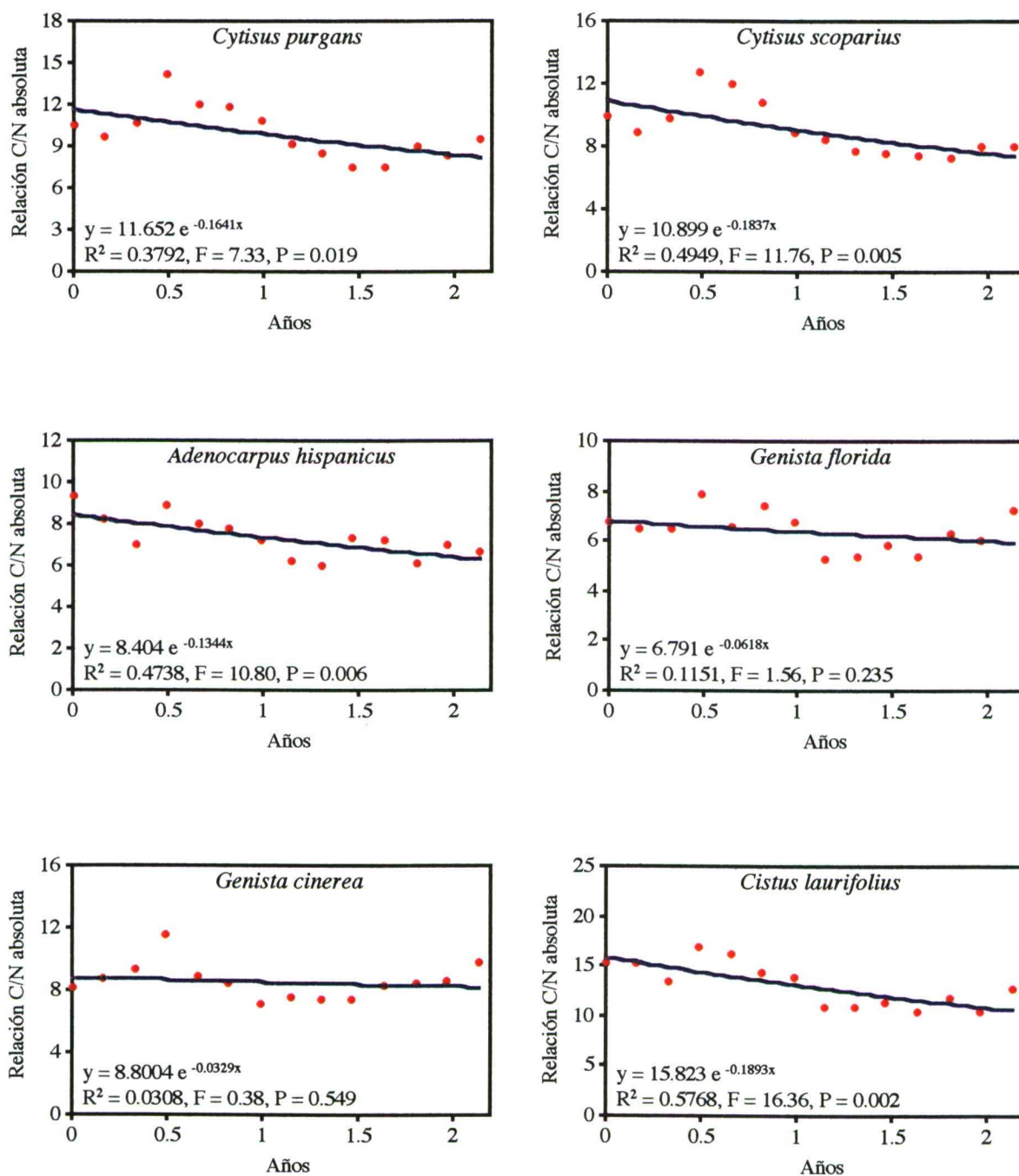


Fig. 50. Relación C/N absoluta remanente de la descomposición de la hojarasca de los 6 arbustos ajustado al modelo exponencial simple negativo.

Tab. 36. Análisis de la varianza de la relación C/N absoluta remanente de la hojarasca de los 6 arbustos durante el periodo de enterramiento con 2 factores (mes y especie). Nivel de significación, 0.05%. A. Diferencias LSD (Fisher) para el factor mes en cada una de las especies. Se indican solo aquellas comparaciones que resultan significativas ($>$, $<$ = $P < 0.05$).

Factor	F	P	Diferencias significativas
mes	21.557	0.0001	sí
especie	170.495	0.0001	sí
interacción	1.511	0.0187	sí (A)

A			<i>Cytisus purgans</i>	<i>Cytisus scoparius</i>	<i>Adenocarpus hispanicus</i>	<i>Genista florida</i>	<i>Genista cinerea</i>
1994	octubre	<i>Cistus laurifolius</i>	>	>	>	>	>
		<i>Genista florida</i>	<	<	<		
		<i>Cytisus purgans</i>					>
	diciembre	<i>Cistus laurifolius</i>	>	>	>	>	>
		<i>Genista florida</i>	<	<	<		<
1995	febrero	<i>Cistus laurifolius</i>	>	>	>	>	>
		<i>Adenocarpus hispanicus</i>	<	<			<
		<i>Genista florida</i>	<	<			<
	abril	<i>Cistus laurifolius</i>		>	>	>	>
		<i>Adenocarpus hispanicus</i>	<	<			<
		<i>Genista florida</i>	<	<			<
		<i>Genista cinerea</i>	<				
	junio	<i>Cistus laurifolius</i>	>	>	>	>	>
		<i>Genista florida</i>	<	<			<
		<i>Cytisus purgans</i>			>		>
		<i>Cytisus scoparius</i>			>		>
	agosto	<i>Cistus laurifolius</i>	>	>	>	>	>
		<i>Cytisus purgans</i>			>	>	>
		<i>Cytisus scoparius</i>			>	>	>
	octubre	<i>Cistus laurifolius</i>	>	>	>	>	>
		<i>Cytisus purgans</i>		>	>	>	>
		<i>Cytisus scoparius</i>			>	>	>
	diciembre	<i>Cistus laurifolius</i>		>	>	>	>
		<i>Genista florida</i>	<	<			<
		<i>Adenocarpus hispanicus</i>	<	<			
1996	febrero	<i>Cistus laurifolius</i>	>	>	>	>	>
		<i>Adenocarpus hispanicus</i>	<	<			<
		<i>Genista florida</i>	<	<			<
	abril	<i>Cistus laurifolius</i>	>	>	>	>	>
		<i>Genista florida</i>	<	<	<		<
	junio	<i>Cistus laurifolius</i>	>	>	>	>	>
		<i>Genista florida</i>	<	<	<		<
	agosto	<i>Cistus laurifolius</i>	>	>	>	>	>
		<i>Genista cinerea</i>			>	>	
		<i>Cytisus purgans</i>		>	>	>	
	octubre	<i>Cistus laurifolius</i>	>	>	>	>	
		<i>Genista florida</i>	<	<			<
	diciembre	<i>Cistus laurifolius</i>	>	>	>	>	>
		<i>Genista cinerea</i>			>	>	
		<i>Cytisus purgans</i>			>	>	

6- MODIFICACIONES ORIGINADAS POR LAS PLANTAS EN EL SUELO

6.1- Introducción

Las plantas modifican el suelo donde crecen, lo que repercute en el desarrollo de la vegetación acompañante. Basta observar, a principios de primavera y de verano el aspecto de las herbáceas bajo los grandes árboles de las dehesas, muy diferente del que se percibe en las que viven lejos del arbolado, para tener una idea de la influencia de las plantas sobre el suelo. Este resultado se debe a los efectos dosel, rizosfera y hojarasca, y, en menor medida, al efecto espermósfera.

Turner & Frantz (1985) resumen las acciones de la vegetación sobre el suelo y las comunidades microbianas edáficas de la manera siguiente:

Aporte de compuestos diferentes al lavar el agua de lluvia las partes aéreas de las plantas.

Adición de materia orgánica al suelo a través del lecho de hojarasca.

Efectos de los exudados y secreciones de raíces en la aireación y estructura del suelo, así como en la composición y función de los microorganismos.

Formación de microclimas por efecto dosel.

Habría que añadir las consecuencias físicas producidas por la penetración de las raíces a través del suelo.

Efecto dosel

La copa de los árboles y la parte aérea de arbustos y herbáceas crean microclimas determinados al interceptar las radiaciones solares y al aumentar la materia orgánica y los nutrientes del suelo, por el desfronde y el lavado de hojas, ramas y troncos. Estas variaciones microclimáticas serán más o menos intensas según la especie, edad y porte de las plantas. Todo ello repercute en las propiedades edáficas, incrementando los nutrientes, la humedad y la materia orgánica y cambiando la textura y el pH. Como consecuencia, se modifica la comunidad microbiana y aumenta la densidad de algunas poblaciones, mientras disminuye la de otras (Remacle & De Leval, 1975, Acero *et al.*, 1994).

Las plantas con desfrondes mayores y con concentraciones altas de nutrientes en sus hojas tienen efectos más pronunciados sobre el suelo. Así, los árboles diazotróficos, cuyas hojas contienen cantidades de nitrógeno significativamente más altas que las de los otros árboles de su entorno (Silvester, 1977), modificarán más las propiedades del suelo. En este sentido, Llinares (1990), Pozuelo González *et al.* (1995) y Pérez Hernández (1996) encuentran que *Elaeagnus angustifolia* y *Alnus glutinosa*, al incidir sobre los componentes bióticos y abióticos del suelo, producen un incremento importante de la materia orgánica y del reciclado del nitrógeno. Gutiérrez Mañero & Bermúdez de Castro (1983), Bermúdez de Castro & Gutiérrez Mañero (1985) y Pozuelo González *et al.* (1992) indican que el arbusto fijador de nitrógeno *Myrica gale* tiene un efecto beneficioso sobre el suelo al favorecer las etapas edáficas del ciclo del nitrógeno, lo que activa la productividad del ecosistema. Rossiter (1966) establece que las

estructuras vegetativas de leguminosas (tallos y hojas) tienen más del doble de nitrógeno que las gramíneas y lo mismo ocurre con sus semillas y con los frutos (semillas más vainas). Valores parecidos encuentran Gómez Gutiérrez & Duque (1973) y Duque et al. (1973).

La lluvia, al lavar las partes aéreas de las plantas, arrastra nutrientes hasta el suelo. Bollen & Lu (1968) encuentran que el agua de lluvia que ha lavado las partes aéreas de aliso contiene de 2 a 10 veces más nitrógeno que la caída lejos de los árboles. El resultado es un incremento significativo del nitrógeno en los suelos colonizados por alisos (Pozuelo González et al., 1995, Pérez Hernández, 1996) que modifica notablemente algunas etapas edáficas del ciclo del nitrógeno (Bermúdez de Castro et al., 1988b, Kim et al., 1995). Otros autores, como Domingo et al. (1994) señalan la importancia de la vegetación en los balances biogeoquímicos y la importancia de la especie en la trascolación de nutrientes y en los aportes al suelo (Bellot et al., 1995).

En ecosistemas áridos y semiáridos, donde la variación en la disponibilidad espacial y temporal del agua y nutrientes es extrema, las plantas leñosas dominantes causan cambios en el microclima y propiedades del suelo, que influyen en las herbáceas que crecen bajo su dosel y crean núcleos de diversidad biológica y productividad de biomasa. Así, en matorrales de *Retama sphaerocarpa*, las cantidades de materia orgánica y nitrógeno total del suelo son mayores bajo el dosel, de manera que la disminución de la entrada de luz solar y temperatura y el aumento de la capa de hojarasca desde el borde del dosel hasta la base del tronco, hacen que en la posición intermedia, donde la capa de hojarasca no es tan espesa como en la base del tronco, el lavado de sustancias tóxicas de la hojarasca sea menor, por lo que se crea un microhábitat más favorable para los microorganismos del suelo y con mayor producción de herbáceas (Moro et al., 1997). Igualmente, en matorrales esteparios dominados por *Artemisia tridentata*, el carbono y nitrógeno de la biomasa microbiana y la actividad de los microorganismos del suelo son mayores bajo la copa de los arbustos que en el suelo entre arbustos, debido a la descomposición de la hojarasca de sus partes aéreas y subterráneas y de las herbáceas crecidas bajo el dosel. Además, los modelos espaciales de distribución de nitrógeno amonio y nitrato y del flujo de N_2O desde el suelo se correlacionan estrechamente con el suelo asociado a las plantas y son significativamente mayores que en el suelo situado entre plantas (Mummey et al., 1997).

Efecto rizosfera

En la rizosfera, término empleado por Hiltner (1904) para designar la parte de suelo sometida a la influencia de las raíces, se establece una zona muy importante de relaciones mutuas entre raíces y microorganismos edáficos. La densidad microbiana aumenta sensiblemente porque los microorganismos tienen, en los productos liberados por la raíces, una fuente extra de alimento (Reille et al., 1996). Estos productos radicales, se dividen en exudados, secreciones, mucílagos, mucigeles y lisados celulares (Rovira & Davey, 1974, Curl & Truelove, 1986) y se denominan actualmente rizodeposiciones. A través de las raíces salen

hacia el suelo entre el 13% y el 40% de los fotosintatos (Lynch, 1987), que van a ser aprovechados por los microorganismos.

Las bacterias utilizan mejor que los hongos los compuestos de peso molecular bajo, que, aunque constituyen una parte importante de las rizodeposiciones, abundan poco en las primeras etapas de descomposición de la hojarasca. Sin embargo, como los hongos metabolizan bien los polímeros de peso molecular elevado, que se encuentran en los tejidos lignificados, son más eficaces en la descomposición de las raíces muertas (Nakas & Klein, 1980). Por lo tanto, la rizosfera es el lugar ideal para el desarrollo de la microflora edáfica en dos nichos tróficos bien diferenciados: bacterias viviendo a expensas de las rizodeposiciones y hongos alimentándose de las raíces muertas. Paul y Clark (1989) calculan que la densidad microbiana es entre 10 y 50 veces mayor en la rizosfera que en el suelo no rizosférico. El efecto rizosfera no solo es cuantitativo sino que se manifiesta en un incremento de la diversidad y en acortar los tiempos de generación de la microflora. Así, estirpes de *Pseudomonas* y *Bacillus* se reproducen cada 5.2 y 39 horas, respectivamente, cuando viven cerca de las raíces y cada 77 y 100 horas cuando lo hacen lejos de las plantas (Bowen & Foster, 1978).

La especie, edad y estado fisiológico de la planta y grado de lignificación de las raíces, al afectar a la composición cualitativa y cuantitativa de las rizodeposiciones, influyen en el efecto rizosfera (Vancura & Hovadik, 1965, Smith, 1970, Hamlen *et al.*, 1972, Lynch, 1990, Gutiérrez Mañero *et al.*, 1994 y 1995). También intervienen factores físicos, como la intensidad luminosa, el fotoperíodo y el estrés hídrico, por lo que el efecto dosel modula en cierta manera al efecto rizosfera (Kleb & Wilson, 1997).

Entre las sustancias excretadas por las raíces se encuentran aminoácidos, ácidos orgánicos, azúcares (Vancura & Hovadik, 1965), esteroides, factores de crecimiento, nucleótidos y flavonas (Curl & Truelove, 1986, Whipps, 1990). Otros productos, como el cumestrol y la daizeína actúan por mecanismos alelopáticos inhibiendo a unos microorganismos y estimulando a otros (D'Arcy Lameta & Jay, 1987). Las raíces muertas, al aportar compuestos orgánicos y nutrientes al suelo, contribuyen en gran manera a incrementar la biomasa microbiana (Joslin & Henderson, 1987, Whipps, 1990), inciden en la dinámica del nitrógeno (McClougherty *et al.*, 1984) y en la producción primaria neta de los ecosistemas forestales (McClougherty *et al.*, 1982).

Efecto hojarasca

En las zonas de acumulación natural o artificial de residuos vegetales depositados en la superficie del suelo se produce un conjunto de interacciones entre las plantas y los microorganismos edáficos, a nivel o por medio de los desfrondes, que Dommergues (1971) denomina efecto hojarasca. Para su estudio, este efecto se puede dividir en: influencia de la hojarasca sobre la microflora edáfica, influencia de la hojarasca sobre las plantas e influencia de la hojarasca sobre el suelo.

La materia orgánica condiciona muchas propiedades del suelo que actúan sobre el sistema suelo-planta y, por tanto, afectan al crecimiento y desarrollo de la microflora edáfica (Fresquez & Lindenman, 1982). Como se ha dicho en el capítulo anterior, la hojarasca constituye la vía principal de entrada de materia orgánica al suelo (Tiessen *et al.*, 1984). La estructura y composición del lecho de hojarasca regula la velocidad de descomposición y varía así la producción primaria (Hunt *et al.*, 1988).

La hojarasca protege al suelo contra la erosión y mitiga la pérdida de humedad y las fluctuaciones de temperatura en los primeros centímetros de suelo, actuando como una cubierta natural, del mismo modo que las cubiertas artificiales ("mulching") lo hacen en semilleros, jardines y algunos cultivos (Buckman & Brady, 1977). También inhibe el crecimiento de algunas herbáceas y libera nutrientes (véase el Capítulo 5). En ambientes naturales la hojarasca que se descompone es una mezcla de diferentes desfrondes de árboles, arbustos y hierbas (Höhne, 1962, Védy, 1965). Como se ha dicho, esta mezcla se descompone más rápidamente y proporciona más beneficios al suelo que la hojarasca uniespecífica, ya que vamos a encontrar fracciones con hojas ricas en nitrógeno de descomposición rápida, otras de descomposición más lenta que desprenden fósforo y potasio, e incluso acículas de coníferas, pobres en nitrógeno, fósforo y potasio, de descomposición muy lenta (Cowling & Merrill, 1966), lo que asegura una entrada equilibrada de nutrientes minerales durante un tiempo largo y contribuye a mejorar la protección del suelo contra la erosión (Byard *et al.*, 1996).

La hojarasca produce cambios de pH en los horizontes superficiales y de los regímenes térmico e hídrico que se han estudiado sobre todo en los suelos forestales. La modificación del pH depende de las especies consideradas, de las condiciones climáticas y edáficas y del pH del suelo. Así, las coníferas acidifican el suelo mucho más que las frondosas. Por otro lado, la modificación de los regímenes térmico e hídrico se produce porque la hojarasca baja y regulariza la temperatura de los horizontes superficiales, conserva su humedad y aminora la penetración del agua (Dommergues, 1971). En este sentido, la sustitución de coníferas por caducifolios después de la última glaciación dio lugar a transformaciones en el tipo de suelo que pasó de podsol a cambisol a través del cambio en el tipo de hojarasca asociado a cada vegetación (Willis *et al.*, 1997).

Influencia sobre los microorganismos

La hojarasca influye sobre la microflora edáfica al proporcionar los sustratos energéticos que precisan los microorganismos. Por ello, las hojarascas constituyen un medio muy apto para que se desarrollen poblaciones de animales y microorganismos entre las que se establecen relaciones de sinergia y antagonismo. Estas interrelaciones hacen que la comunidad microbiana cambie a lo largo del tiempo, de tal manera que unas poblaciones sean sustituidas por otras, en función, principalmente, de la composición química de la hojarasca, que varía con el tiempo de degradación, y de la competencia por el alimento que se establece entre las poblaciones bacterianas. La fauna edáfica regula este proceso con su presión predatoria. Así,

sobre las hojas muertas de *Melandryum rubrum* se da una desaparición progresiva de bacterias, paralela al incremento de hongos (Mangenot, 1966) y en la hojarasca de *Fagus crenata* se establecen dos sucesiones: 1. Degradación rápida, caracterizada por una primera etapa de himenomicetos como *Collybia* y *Mycena*, seguida de la etapa de hongos y levaduras (*Candida* y *Cryptococcus*) asociados a bacterias acidófilas, la fauna edáfica interviene muy activamente. 2. Degradación lenta, con una etapa primera de hongos difíciles de identificar, otra etapa con bacterias que no resisten la acidez y, finalmente, la última etapa en la que dominan los actinomicetos. Estas dos sucesiones muchas veces están solapadas (Saitô, 1965).

La biomasa microbiana de la hojarasca y su respiración basal y específica, generalmente disminuyen con la profundidad, al igual que la disponibilidad de carbono y nitrógeno, y varían a lo largo del año. El descenso de la respiración microbiana con la profundidad de la hojarasca implica un empleo del carbono más eficiente que, a su vez, está relacionado con un cambio sucesional de hongos a bacterias (Maraun & Scheu, 1996).

Hay que tener en cuenta también la influencia negativa de las hojarascas sobre las comunidades microbianas. Los tejidos frescos depositados en el suelo contienen compuestos hidrosolubles con poder antimicrobiano, que van a desaparecer más o menos rápidamente por lavado y por biodegradación. En algunos suelos los compuestos orgánicos de la hojarasca se biodegradan muy lentamente debido a que la actividad microbiana de las hojarascas y de los horizontes subyacentes está limitada por la resistencia intrínseca de los residuos vegetales recalcitrantes y por factores extrínsecos desfavorables, como sustancias antimicrobianas de origen vegetal (compuestos fenólicos) o de origen microbiano (ácidos acético y butírico) (Dommergues, 1971). Los compuestos orgánicos inhibitorios, como taninos, monoterpenos volátiles y otros compuestos fenólicos y no fenólicos de las capas de hojarasca de ciertos suelos forestales inhiben la actividad nitrificante de los microorganismos edáficos (Amaral & Knowles, 1997).

Esta actividad antimicrobiana va disminuyendo progresivamente desde que los residuos vegetales se depositan en el suelo, debido al proceso que Dommergues (1971) denomina detoxificación de las hojarascas, consecuencia del lixiviado y biodegradación. Los compuestos hidrosolubles de las hojarascas son lavados rápidamente después de la caída de las hojas, mientras que otros compuestos antimicrobianos como los taninos son biodegradados por algunas cepas bacterianas del suelo (Hayes, 1965, Burges, 1965).

La intensidad de la inhibición de la hojarasca sobre la microflora varía en función del tipo de suelo, la naturaleza de la hojarasca, las características del ambiente y las interacciones que se establecen entre estos factores. La acidez agrava el efecto de los inhibidores, ya que el pH se correlaciona positivamente con las actividades respiratoria y enzimática. Así, por ejemplo, en suelos de coníferas la actividad biológica es sensiblemente menor que en suelos de frondosas. Además, la acción inhibidora de las coníferas sobre las actividades respiratorias y enzimáticas es mucho más importante en podsoles que en cambisoles (Dommergues, 1971).

Influencia sobre las plantas

Las hojarascas también influyen positiva o negativamente sobre las plantas. Así, al descomponerse, proporcionan nutrientes solubles, los mantienen inmovilizados evitando su pérdida y los van liberando a través del proceso descomponedor. Igualmente, los microorganismos de la hojarasca biodegradan los tóxicos de origen vegetal o microbiano que inhiben el crecimiento de los vegetales. Además, la hojarasca proporciona humedad y evita temperaturas extremas a las raíces. Por el contrario, los tóxicos producidos por los microorganismos de la hojarasca, inciden negativamente en el crecimiento vegetal (Dommergues, 1971).

En suelos cultivados, donde apenas hay retorno de nutrientes por la hojarasca, el contenido de carbono, nitrógeno y fósforo es menor que en los no cultivados (Tiessen *et al.*, 1982), ya que con la recolección, se extraen cierta cantidad de elementos nutritivos que hay que devolver al suelo en forma de fertilizantes, en cantidades equivalentes a las extraídas para mantener el rendimiento del cultivo (Ramade, 1977). En la mayoría de los suelos cultivados, el humus es poco abundante y está representado por sus componentes más estables y poco mineralizables y, por lo tanto, no se puede hablar de un ciclo biogeoquímico constante y regular, como en el caso de la vegetación permanente (Duchaufour, 1987). En este sentido, la lignina, que aumenta con la profundidad del suelo no perturbado, refleja el tipo de vegetación y las prácticas de gestión del suelo. Así, en el suelo de un hayedo hay más lignina que en el de un pinar y, en éste, más que en el de un pastizal, pero en los horizontes superficiales de suelos cultivados hay más lignina que en los de pastizales y pinares (Sanger *et al.*, 1997).

Las plantas no pueden absorber directamente los elementos nutritivos (N, P, K, Ca, Mg...) suministrados por la hojarasca, hasta después de la mineralización, ya que mayoritariamente estos nutrientes aparecen como moléculas orgánicas. Si la microflora mineralizadora es muy activa, la vegetación recupera rápidamente los elementos inmovilizados en la hojarasca y se dice que el tiempo de renovación es corto, mientras que si la actividad microbiana del suelo está limitada, los nutrientes quedan bloqueados en las hojarasca más o menos tiempo (Dommergues, 1971).

Los compuestos fenólicos, productos de la degradación de la lignina o del lavado de la hojarasca, reducen el contenido de materia orgánica, nitrógeno y fosfato del suelo. Además, contribuyen a disminuir el K^+ , Na^+ , Mn^{2+} y Mg^{2+} y a aumentar el Zn^{2+} , Ca^{2+} , Al^{3+} y Fe^{2+} de los horizontes orgánicos, mientras que se reduce el contenido de Al^{3+} , Fe^{2+} , Mn^{2+} y Ca^{2+} de los horizontes minerales. Los fenoles, a largo plazo, degradan el hábitat, ya que aminoran la disponibilidad de algunos nutrientes y cambian las propiedades del suelo, lo que afecta negativamente al crecimiento de las plantas (Inderjit, 1997). También los microorganismos de las hojarascas inhiben el desarrollo de los vegetales a través de sustancias fitotóxicas. Así, el lavado de productos fitotóxicos de la hojarasca de *Retama sphaerocarpa* modifica la estructura de la comunidad de herbáceas que crecen bajo su dosel, al reducir la germinación y la producción de biomasa (Moro *et al.*, 1997).

Influencia sobre el ambiente edáfico

Los elementos químicos aportados por la descomposición de la hojarasca enriquecen el suelo, principalmente en nitrógeno, fósforo, potasio, calcio, magnesio y sodio. Si la acumulación de elementos minerales en superficie es importante, la composición química del suelo refleja con fidelidad la composición del material vegetal que retorna al suelo (Laudelout & Meyer, 1954, Greenland & Kowal, 1960). Así, la relación C/N de las hojas de *Fagus sylvatica* y *Quercus pyrenaica* es similar a la que tiene la capa de hojarasca del suelo (Pardo *et al.*, 1997). Además, el déficit de nutrientes en un suelo que limita el crecimiento de las plantas se correlaciona con las concentraciones bajas de esos nutrientes en la hojarasca (Tanner *et al.*, 1998).

Los compuestos hidrosolubles de las hojarascas son muy numerosos. Entre ellos destacan: azúcares sencillos como fructosa, glucosa y sacarosa; ácidos orgánicos como cítrico, fumárico, glicólico, láctico, málico, malónico, oxálico, succínico; ácidos fenólicos como ácidos benzoicos y sus derivados (gálico, p-hidroxibenzoico, protocatéquico, vanílico, gentísico), ácidos cinámicos y sus derivados (cafeico, p-cumárico, ferúlico, clorogénico, quínico) y aminoácidos como alanina, arginina, asparagina, ácido aspártico, ácido glutámico, glicina, histidina, isoleucina, lisina, fenilalanina, prolina, serina, treonina, triptófano, tirosina y valina (Nykvis, 1963, Bruckert, 1966, Jung *et al.*, 1968, Duchafour *et al.*, 1968). Azúcares, ácidos orgánicos y aminoácidos son los sustratos que prefieren las bacterias del suelo. Otros compuestos inhiben la microflora edáfica. Muchos forman complejos hidrosolubles con numerosos cationes insolubles y, así pueden migrar. Los cationes Al^{3+} y Fe^{3+} , insolubles a pH 6, son movilizados por compuestos hidrosolubles, como los ácidos fenólicos y cítrico con los que forman complejos organometálicos (Dommergues, 1971).

Al mismo tiempo que los horizontes superficiales se enriquecen en minerales, algunos se pierden por lixiviación diferencial, de forma que el balance neto de ganancias y pérdidas varía según el sustrato edáfico y los elementos considerados. Así, los cationes monovalentes como el K^+ se lavan más rápidamente que los bivalentes y, algunos, como el Ca^{2+} tienden a acumularse en superficie, mientras que otros, como el Fe^{3+} y el Al^{3+} migran en profundidad a velocidades variables (Duchafour, 1968). Asimismo, el carbono y el nitrógeno contenidos en la hojarasca disminuyen con la profundidad de los horizontes del suelo (Maraun & Scheu, 1996, Pardo *et al.*, 1997). En este sentido, las talas masivas acentúan la lixiviación empobreciendo el suelo, de forma que el humus mull es sustituido por moder, menos elaborado, y, después, por mor, apenas elaborado, lo que da lugar a la podsolización. Igualmente, la sustitución de una población de frondosas por otra de resinosas, con hojarasca más rica en lignina y degradación muy difícil tiende a formar humus mor cuyos ácidos fúlvicos atacan a las arcillas y, al destruirlas, provocan la podsolización directa (Duvigneau, 1978). Se ha observado también, que la degradación de los robledales atlánticos de Francia finaliza en landas de *Calluna* sobre podsol en sitios secos y en landas de *Molinia* sobre pseudogley en lugares encharcados (Margalef, 1989).

Como hemos visto, las plantas limitan en algunos casos la actividad microbiana. Esta inhibición incide sobre la edafogénesis al formar horizontes de acumulación de materia orgánica, de tipo mor o moder, y al lixiviar cationes, principalmente Fe^{3+} y Al^{3+} . Los horizontes de acumulación bajo coníferas están ligados a la naturaleza acidificante de la hojarasca y a la intervención de compuestos antimicrobianos de origen vegetal o microbiano, mientras que, bajo frondosas, se deben a la detoxificación lenta de las hojarascas por lixiviado o biodegradación muy discreta de los compuestos antimicrobianos, o a la acumulación en la hojarasca de compuestos de origen microbiano. El lixiviado de cationes ocurre cuando las hojarascas liberan gran cantidad de compuestos que forman complejos con Fe^{3+} y Al^{3+} , que luego son biodegradados por la microflora en la superficie de los suelos, donde la actividad microbiana no está limitada por la presencia de compuestos antimicrobianos de las hojarascas ni por una acidez excesiva (Dommergues, 1971).

Las modificaciones inducidas por las plantas son más intensas en suelos poco fértiles y se observan mejor en ambientes semiáridos y áridos, donde los arbustos y árboles se encuentran alejados unos de otros. Conviene indicar también que los efectos dosel, rizosfera y hojarasca son una forma sencilla de explicar por partes las relaciones planta-suelo muy complejas. Por ello, no se pueden comprender adecuadamente las variaciones que experimenta el suelo sometido a la influencia de las plantas sin tener en cuenta el efecto conjunto del dosel, la rizosfera y la hojarasca.

Así, la distribución del nitrógeno edáfico se debe en gran parte a la influencia de las plantas, que absorben nutrientes a través las raíces y lo devuelven al suelo como hojarasca. Este hecho se observa mejor en desiertos donde la escasez de vegetación da lugar a "islas de fertilidad" o mosaicos de acumulación y disponibilidad de nitrógeno, coincidiendo con la distribución de las plantas (West & Klemmedson, 1978).

Además, el tipo de vegetación determina cómo se distribuye el nitrógeno edáfico. En este sentido, las plantas leñosas incrementan más que las herbáceas la heterogeneidad de los recursos del suelo, porque absorben por las raíces gran cantidad de nutrientes en una zona amplia y, posteriormente, los depositan bajo el dosel, e interceptan la luz y las precipitaciones (Kleb & Wilson, 1997). La luz filtrada por el dosel no solo experimenta una atenuación cuantitativa sino que sufre cambios cualitativos en la distribución espectral de la luz transmitida por el dosel, según la composición pigmentaria de las hojas. Esto repercute en la cantidad y calidad de la luz disponible para la fotosíntesis de las herbáceas y bacterias fotosintéticas sometidas a la sombra de árboles y arbustos y a la germinación de las semillas en un suelo sombreado (Vicente & Cifuentes, 1980). El agua de lluvia, escurrida por las ramas y troncos llega al suelo enriquecida de nutrientes (Bollen & Lu, 1968). A esto se une el efecto de las excreciones de los animales asociados a las plantas y la dinámica sucesional de bacterias y micorrizas, durante el crecimiento radical (Kleb & Wilson, 1997). Así, Bauhus (1996) observó en suelos de hayedos que el nitrógeno mineralizado disminuye desde el interior del bosque hasta la zona sin vegetación.

Conviene destacar que la influencia de las plantas fijadoras de nitrógeno sobre el suelo es más intensa que la de las plantas que no fijan nitrógeno. Por ello, como se ha dicho en el Capítulo 1 (pág. 15), muchas se emplean para resolver diversos problemas de suelos pobres en nutrientes. Así, *Prosopis juliflora* en el desierto de Sonora consigue que el suelo bajo su dosel, en los primeros 5 cm, contenga concentraciones de nitrógeno de 0.04 a 0.06%, mientras que lejos de la planta sólo hay entre 0.03 y 0.04%. Además, se establece un gradiente de nitrógeno en la superficie del suelo y en profundidad (West & Klemmedson, 1978).

Bermúdez de Castro (1988), al hacer un estudio sobre las plantas actinorrizas y la sucesión, indica numerosos casos en los que se aprecia la función que desempeñan estas plantas en la mejora de las propiedades de los suelos pobres, preparándolos para que se instalen plantas exigentes.

Así, *Coriaria arborea* coloniza las terrazas con cantos rodados del río Hapuka en Nueva Zelanda (Silvester, 1974), donde el porcentaje de nitrógeno total es 0.002%. Después de 50 años, los suelos cubiertos por *C. arborea* tienen 0.30% de nitrógeno total. Este incremento de nitrógeno se debe a la descomposición de la hojarasca de *Coriaria*, ya que se comprobó que las entradas de nitrógeno al suelo están relacionadas con la cobertura de la planta. Así, en los años de cobertura máxima de *Coriaria*, la entrada media anual de nitrógeno en el suelo es de 150 kg/ha, mientras que en las épocas de coberturas medias, solamente entran 90 kg/ha.

Alnus crispa coloniza, entre otros lugares, las terrazas que van quedando en superficie al desaparecer los glaciares. Crocker & Major (1955) han estudiado los cambios que aparecen en el suelo de las morrenas glaciares recién abandonadas, las cuales tenían pH 8.0-8.4 y cantidades mínimas de nitrógeno total y carbono orgánico. Bajo *A. crispa*, el pH desciende hasta 5.0 en un periodo de tiempo entre 30 y 50 años, mientras que debajo de otros árboles apenas se acidifica el suelo. Además, el nitrógeno y el carbono, durante esos años, alcanzan valores cercanos a 300 y 5000 g/m², respectivamente, en los primeros 46 cm de suelo.

Las casuarinas, son árboles fijadores de nitrógeno muy activos en la mejora de los suelos (Rodríguez Barrueco *et al.*, 1970 y 1985). Se ha comprobado que *Casuarina equisetifolia* acumula anualmente unos 58 kg/ha en las Islas de Cabo Verde (Dommergues, 1963) y *C. littoralis*, deja en suelos costeros arenosos, 29 toneladas de hojarasca por hectárea cada año, lo que supone un flujo anual de nitrógeno de 290 kg/ha (Silvester, 1977).

Aunque no se han cuantificado los cambios en las variables edáficas, los efectos sobre la vegetación indican una mejora evidente de la fertilidad provocada por *Casuarina equisetifolia* en los suelos cubiertos por coladas de lava en la Isla Krakatau (Docters Van Leeuwen, 1936). En 47 años la casuarinas, colonizadoras de las zonas costeras, consiguieron crear las condiciones edáficas necesarias para que, nuevamente, se implantara el bosque tropical húmedo.

En este capítulo se investigan los cambios introducidos por los arbustos estudiados en algunas de las propiedades físicas, químicas y biológicas de los suelos donde crecen.

6.2- Materiales y métodos

Recogida y tratamiento de las muestras de suelo

Las muestras de suelo empleadas para estudiar la textura, capacidad máxima de retención de agua, pH, capacidad de intercambio catiónico, carbono orgánico, nitrógeno total, amonio, nitrato y desprendimiento de CO₂ se tomaron en otoño de 1996. Retirada con una azadilla la materia orgánica depositada en la superficie del suelo se recogió la tierra, sin tocarla con las manos, con la misma azadilla y se introdujo en bolsas de plástico nuevas, para su traslado al laboratorio. La azadilla se lavó con agua destilada después de cada recogida. El muestreo se realizó en los 10 cm primeros, zona más aireada del suelo. Se tomaron muestras bajo el dosel de los mismos arbustos utilizados para el estudio del desfronde (Capítulo 5, pág. 67) y en 3 puntos lejos de los arbustos y sin vegetación, elegidos al azar, que se utilizaron como control. En cada lugar se tomaron 3 réplicas, constituidas por 3 muestras elementales que se introducían en la misma bolsa. En total se recogieron 18 muestras debajo de los doseles, 3 por arbusto, y 3 muestras control.

La recogida de muestras para analizar la distribución horizontal y vertical del carbono orgánico y nitrógeno total se realizó en el suelo de los mismos arbustos utilizados en el muestreo anterior, durante la primavera de 1997. Para ello se utilizó una sonda cilíndrica de acero inoxidable de 40 cm de longitud, 4 cm de diámetro y 0.37 cm de grosor, abierta a lo largo y con los bordes afilados para cortar el suelo y las raíces (Fig. 51, pág. 134). La sonda se introdujo, a golpe de martillo, cerca de la base de los troncos, bajo el dosel y fuera del mismo, como se indica en la Fig. 51. Se lavaron con agua destilada después de cada sondeo. Extraída la sonda se separaron 3 fracciones: 0-10 cm, 10-20 cm y 20-30 cm de profundidad. Las 162 muestras obtenidas se introdujeron en bolsas de plástico y se llevaron al laboratorio.

En el laboratorio las muestras de suelo se extendieron sobre papel de filtro, donde se dejaron secar a temperatura ambiente. Luego se molieron y tamizaron por una malla de 2 mm de luz y se guardaron en bolsas de plástico a temperatura ambiente y en oscuridad.

Degradabilidad de los suelos

Para analizar la capacidad de descomposición de los suelos se enterraron 21 tiras de papel Whatman 3MM, de 9 x 19 cm, en marzo de 1997, dentro de bolsas del mismo tipo que las empleadas para estudiar la descomposición de la hojarasca. Las bolsas se enterraron superficialmente debajo de los arbustos y en el suelo control indicados en las experiencias anteriores. Se pusieron 3 réplicas en cada caso. Al cabo de 136 días, se desenterraron y se introdujeron en bolsas de papel para trasladarlas al laboratorio. Allí se limpiaron minuciosamente con un pincel para eliminar los restos de tierra y de raíces adheridos. Luego se secaron en estufa a 70 °C, durante 72 horas y se pesaron. Como las tiras de papel se habían enterrado sin secar en estufa, al peso obtenido se le sumó el valor medio de pérdida de peso producido después de secar 5 tiras en estufa a 70 °C, durante 72 horas (Apéndice 19, pág. 259).

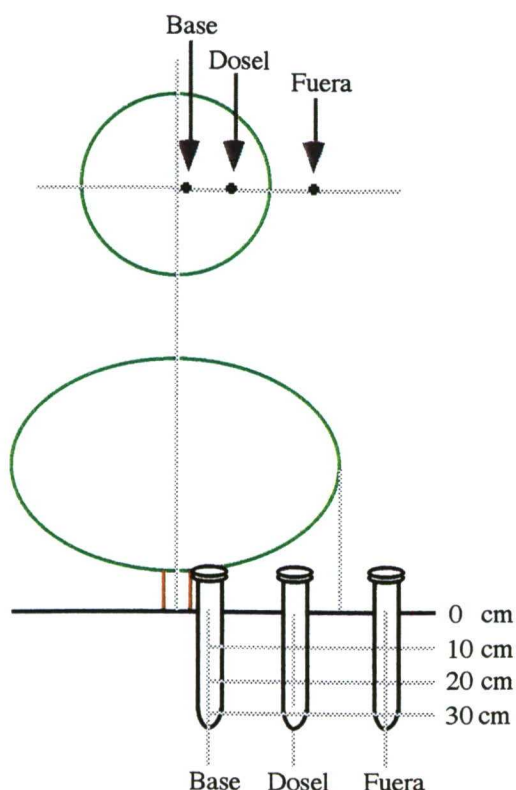


Fig. 51. Puntos de muestreo y sonda utilizada para la toma de muestras del suelo de los 6 arbustos a 3 distancias y 3 profundidades.

Análisis de los suelos

Textura

La estimación del porcentaje de arenas, limos y arcillas se efectuó según el método de Bouyoucos (1962) modificado.

En un vaso de precipitados de 500 ml se pusieron 50 g de suelo, se añadió cantidad suficiente de agua oxigenada al 30% para oxidar la materia orgánica y se dejó secar al aire. Una vez seco, se añadieron 100 ml de solución dispersante (37.5 g de hexametáfosfato sódico y 7.94 g de carbonato sódico anhidro, por litro), se agitó durante 1 hora con un agitador magnético y se dejó reposar durante 24 horas. Luego, el contenido del vaso se volvió a agitar durante 5 minutos, se trasvasó a una probeta de cristal de 1 litro, se añadió agua destilada hasta completar el litro y se agitó vigorosamente con una varilla de vidrio durante 20 segundos para que todo el suelo quedara en suspensión. A partir de este momento se efectuaron 2 lecturas con un densímetro para suelos ASTM 152H. La primera medición se realizó a los 40 segundos con la que se obtuvo el porcentaje de limos y arcillas. La segunda, a las 2 horas para obtener el porcentaje de arcillas. La clasificación textural se realizó con el triángulo de texturas de la F.A.O. (1977).

Capacidad máxima de retención de agua

Se determinó por el método de García Trejo (1981), que se basa en estimar la cantidad de agua que un suelo es capaz de retener.

En un embudo de vidrio taponado con algodón hidrófobo se echaron 5 g de suelo y, con una bureta, se añadió lentamente agua destilada, hasta que la primera gota traspasó el algodón. El volumen de agua gastado, expresado en ml/g de suelo, es la capacidad máxima de retención de agua.

pH

Se midió en pasta saturada de suelo frente a agua destilada.

Previamente, las muestras se secaron en estufa a 55 °C durante 72 horas. En un vaso de precipitados de 100 ml se echaron 20 g de suelo y 20 ml de agua destilada y se agitó vigorosamente durante 20 minutos. La medición del pH se efectuó, en agitación continua, con un electrodo combinado de vidrio INGOLD 9811, conectado a un medidor analógico de pH/mV CRISON 414.

Capacidad de intercambio catiónico

El método utilizado se basa en saturar el suelo con NH_4^+ . Para ello se emplea una solución normal de acetato amónico ajustada a pH 7. Luego se extrae el amonio con cloruro sódico, a pH 2.5 (Jackson, 1958). El NH_4^+ del extracto de cloruro amónico se puede medir con un electrodo específico de amoníaco en presencia de NaOH (Banwart *et al.*, 1972) o por colorimetría (Jackson, 1958).

En un tubo de centrífuga se echaron 2 g de suelo, se añadieron 10 ml de acetato amónico 1 N y se agitó durante 5 minutos. Luego se centrifugó a 4000 r.p.m. en una centrifugadora SELECTA CENTROMIX durante 5 minutos y se desechó el sobrenadante. Este proceso se efectuó 4 veces. Posteriormente, se añadieron 10 ml de etanol del 96%, nuevamente se agitó durante 5 minutos, se centrifugó y se desechó el sobrenadante. Seguidamente se añadieron 10 ml de NaCl al 10%, se agitó durante 5 minutos, se centrifugó y se guardó el sobrenadante. Este proceso se efectuó 4 veces. Finalmente se aforó con agua destilada hasta 50 ml.

Para medir el NH_4Cl resultante del paso anterior, se puso 1 ml de este extracto en un vaso de precipitados de 100 ml y se diluyó con agua destilada hasta 48 ml. Se añadieron 2 ml de NaOH 5 M y se agitó para facilitar la sustitución del amonio. El amonio liberado se midió como se indica en el Capítulo 5 (pág. 70).

Aunque también se valoró el NH_4^+ por colorimetría, según Jackson (1958), con un espectrofotómetro PYE UNICAM SP6-500 UV, se optó por la medida con el electrodo de amoníaco, ya que este método es más sensible y exacto (Miller *et al.*, 1975, Greenhill & Peverill, 1977). Los valores obtenidos con el espectrofotómetro resultaron algo menores y se relacionaron muy

estrechamente con los hallados con el electrodo, como indica la regresión lineal simple efectuada ($R^2 = 0.964$, $F = 134.373$, $P = 0.0001$), tal y como encontraron Greenhill & Peverill (1977).

Análisis de carbono orgánico, nitrógeno total, nitrógeno amonio y nitrógeno nitrato

El análisis del contenido de carbono orgánico fácilmente oxidable, nitrógeno total, nitrógeno amonio y nitrógeno nitrato de los suelos, previo secado en estufa a 55 °C durante 72 horas, se efectuó siguiendo la misma metodología empleada para la hojarasca, descrita en el Capítulo 5 (pág. 69-71) con las variaciones que se señalan a continuación.

Para el carbono orgánico de los 0-10 cm, se utilizaron 0.2-1 g según el suelo: uno para el control y el de *Cytisus scoparius*, 0.5 para el de *Genista florida* y *Cistus laurifolius* y 0.2 para el de *Cytisus purgans*, *Adenocarpus hispanicus* y *Genista cinerea*. Para el carbono orgánico a 3 distancias y 3 profundidades, se utilizaron 0.2 g para los suelos de *C. purgans*, *A. hispanicus* y *G. cinerea* y 0.5 g para los de *C. scoparius*, *G. florida* y *C. laurifolius*. Para el nitrógeno total se empleó 1 g en todos los casos. Para el nitrógeno amonio se pesaron 5 g para todos los suelos. Para el nitrógeno nitrato se utilizaron 4 g en los 7 suelos, las muestras se diluyeron hasta 20 ml con solución extractora, se agitaron vigorosamente durante 20 minutos y la calibración del analizador de iones se efectuó mediante 3 soluciones patrones de 0, 2 y 20 ppm, hechas a partir de una solución patrón de 200 ppm de KNO_3 como fuente de nitrato.

Desprendimiento de CO_2

Se ha seguido el método de Pochon & Tardieux (1962), que se basa en la captura del CO_2 desprendido de un suelo, por una disolución de NaOH 0.2 N y la valoración del hidróxido sobrante con HCl 0.1 N.

Se pusieron 20 g de suelo, al 70% de su capacidad máxima de retención de agua, en una placa Petri de 20 cm de diámetro, de forma que en su centro se dejó un espacio donde se colocó una placa Petri de 9 cm de diámetro con 10 ml de NaOH 0.2 N. A continuación se pesó el conjunto placa-suelo y se anotó el valor para posteriores ajustes de humedad. Para impedir el intercambio gaseoso con el exterior se untó la tapa de la placa Petri con grasa para buretas. Las placas se incubaron a 28° C en una estufa de cultivos SELECTA 207, en oscuridad. Diariamente durante 20 días se añadía a la placa pequeña 2 ml de $BaCl_2$ al 20% y 4 gotas de solución alcohólica de timolftaleína como indicador del punto final de la valoración posterior. El NaOH no combinado con el CO_2 , que reacciona con el $BaCl_2$ formando $Ba(OH)_2$, se valoró con HCl 0.1 N. Simultáneamente y del mismo modo se realizaba la valoración de un blanco (placa sin suelo) para determinar la cantidad máxima de HCl 0.1 N y, así, por diferencia con la cantidad empleada en la valoración de la muestra, obtener la cantidad de NaOH utilizada en la captura de CO_2 para formar Na_2CO_3 . Una vez valorada, la placa Petri pequeña se remplazaba por otra nueva con 10 ml de NaOH 0.2 N, se ajustaba la humedad del suelo al 70% de su capacidad máxima

de retención de agua y se volvía a incubar a 28 °C en oscuridad. En los cálculos se tuvo en cuenta que 1 ml de solución de NaOH 0.2 N equivale a 0.0044 g de CO₂, por lo que el peso equivalente del CO₂ es 22.

Tratamiento de los datos

Los distintos valores observados de las variables edáficas se relacionaron con un análisis de componentes principales (Harman, 1967). Asimismo, se compararon con análisis de la varianza paramétricos y no paramétricos y las tasas de descomposición de las tiras de papel Whatman 3MM se calcularon de la misma forma que para la hojarasca (Capítulo 5, pág. 71). Las propiedades de cada uno de los suelos se relacionaron entre sí mediante regresiones lineales simples.

6.3- Resultados y discusión

Cambios provocados por las plantas en algunas características físicas, químicas y biológicas del suelo

Los resultados de los análisis del suelo recogido bajo el dosel de los arbustos y en el suelo control aparecen en la Tab. 37 (pág. 138), donde se indican las medias de 3 réplicas y su error estándar.

Estos datos se trataron con un análisis de componentes principales para observar las posibles tendencias generales en los cambios provocados por las plantas en el suelo y con anovas para analizar la significación de las modificaciones inducidas por una planta con respecto a las otras. En el análisis de componentes principales no se consideró la relación C/N por no presentar diferencias significativas en el análisis de la varianza. También se realizaron regresiones lineales simples entre las variables.

Tendencias generales

Los resultados del análisis de componentes principales (Tab. 38, pág. 139, Fig. 52, pág. 139) muestran 3 grupos bien definidos: suelos de *Cytisus purgans*, *Adenocarpus hispanicus* y *Genista cinerea*, suelos de *Cytisus scoparius*, *Genista florida* y *Cistus laurifolius* y suelos sin arbustos. Se aprecia una diferenciación espacial clara entre el suelo control y el de los arbustos.

El eje 1 explica el 58.84% de la varianza absorbida y se caracteriza por tener al pH y a la degradabilidad como variables de mayor peso en la parte negativa, mientras que en la positiva, se sitúan el nitrógeno amonio, carbono orgánico, nitrógeno total, capacidad máxima de retención de agua, nitrógeno nitrato y capacidad de intercambio catiónico. Este eje indica la existencia de un gradiente de disponibilidad de recursos, que se desplaza desde los suelos sin

Tab. 37. Valores de las propiedades analizadas en los suelos bajo los 6 arbustos y en un suelo control. Se indica la media y el error estándar.

	<i>Cytisus purgans</i>	<i>Cytisus scoparius</i>	<i>Adenocarpus hispanicus</i>	<i>Genista florida</i>	<i>Genista cinerea</i>	<i>Cistus laurifolius</i>	Control
Arenas (%)	73.72 ± 0.68	80.77 ± 1.10	76.28 ± 1.71	74.36 ± 0.63	69.87 ± 1.69	78.20 ± 1.72	70.51 ± 1.70
Limos (%)	6.41 ± 0.60	3.85 ± 1.11	3.85 ± 1.91	6.41 ± 0.64	6.41 ± 1.28	6.41 ± 0.00	14.10 ± 2.56
Arcillas (%)	19.87 ± 0.64	15.38 ± 1.92	19.87 ± 0.63	19.23 ± 0.00	23.72 ± 0.64	15.38 ± 1.90	15.38 ± 1.11
Capacidad máxima de retención de agua (ml/g)	0.48 ± 0.04	0.47 ± 0.02	0.53 ± 0.01	0.37 ± 0.02	0.52 ± 0.01	0.44 ± 0.01	0.24 ± 0.01
pH	4.28 ± 0.09	5.85 ± 0.13	4.88 ± 0.58	5.03 ± 0.04	4.45 ± 0.08	5.50 ± 0.19	6.55 ± 0.20
Capacidad de intercambio catiónico (cmol _c /kg)	29.94 ± 1.97	27.98 ± 1.31	39.02 ± 3.62	24.70 ± 3.86	36.16 ± 1.93	23.04 ± 2.14	18.39 ± 0.51
Carbono orgánico (%)	3.57 ± 0.29	0.55 ± 0.18	1.98 ± 0.39	1.44 ± 0.16	3.32 ± 0.33	1.31 ± 0.14	0.13 ± 0.02
Nitrógeno total (%)	0.49 ± 0.08	0.07 ± 0.02	0.31 ± 0.03	0.19 ± 0.04	0.41 ± 0.01	0.15 ± 0.02	0.02 ± 0.00
Nitrógeno amonio (ppm)	48.40 ± 3.00	11.05 ± 2.24	27.80 ± 2.32	19.17 ± 1.84	36.43 ± 0.92	17.10 ± 1.97	3.10 ± 0.23
Nitrógeno nitrato (ppm)	12.18 ± 0.84	5.16 ± 1.19	9.52 ± 0.45	7.64 ± 3.68	8.78 ± 2.00	2.09 ± 0.32	2.18 ± 0.21
Relación C/N	7.48 ± 0.73	7.43 ± 0.33	6.30 ± 0.79	8.06 ± 1.71	8.11 ± 0.74	8.63 ± 0.30	7.12 ± 1.74
Desprendimiento de CO ₂ (mg CO ₂ /20g)	2.41 ± 0.48	2.50 ± 0.50	2.70 ± 0.62	1.15 ± 0.41	3.17 ± 0.66	2.14 ± 0.68	0.52 ± 0.23
Capacidad de descomposición (año ⁻¹)	1.31 ± 0.33	2.26 ± 0.56	1.71 ± 0.47	3.83 ± 0.58	3.73 ± 0.26	3.24 ± 0.86	5.27 ± 1.60

vegetación, caracterizados por tener un pH y una degradabilidad mayores, hasta los suelos de los arbustos, en los que aumenta su contenido en carbono y nitrógeno y su capacidad de retención de agua y de intercambio catiónico.

El eje 2 explica el 19.55% de la varianza absorbida y se caracteriza por tener como factores de mayor carga, en la parte positiva, al porcentaje de limos y, en la negativa, al porcentaje de arenas. Este eje señala un gradiente granulométrico, que se mueve desde materiales gruesos, como son las arenas, hasta materiales finos, como los limos, observándose una separación espacial clara entre los suelos sin arbustos, con el contenido de limos mayor y de arenas menor, y los suelos de *C. scoparius*, con el porcentaje de limos menor y de arenas mayor.

En el suelo de arbustos, el aporte de materia orgánica por la hojarasca conduce, a través de su descomposición, al incremento en el contenido de carbono y nitrógeno (West & Klemmedson, 1978, Bauhus, 1996, Pérez Hernández, 1996, Kleb & Wilson, 1997, Moro *et al.*, 1997, Mummey *et al.*, 1997, Giesler *et al.*, 1998), lo cual, a su vez, aumenta la capacidad de

Tab. 38. Varianza absorbida y factores de carga de los 2 ejes del análisis de componentes principales.
 En color azul se indican los valores de los factores elegidos para la interpretación del análisis.

Eje	% Varianza absorbida
I	58.84
II	19.55
total	78.39

Factores de carga	Eje I	Eje II
Arenas	- 0.041	- 0.952
Arcillas	0.729	0.389
Limos	- 0.607	0.696
Capacidad máxima de retención de agua	0.818	- 0.373
pH	- 0.933	- 0.133
Capacidad de intercambio catiónico	0.793	- 0.080
Carbono orgánico	0.910	0.284
Nitrógeno total	0.907	0.295
Nitrógeno amonio	0.924	0.223
Nitrógeno nitrato	0.797	0.194
Desprendimiento de CO ₂	0.725	- 0.400
Degradabilidad	- 0.568	0.522

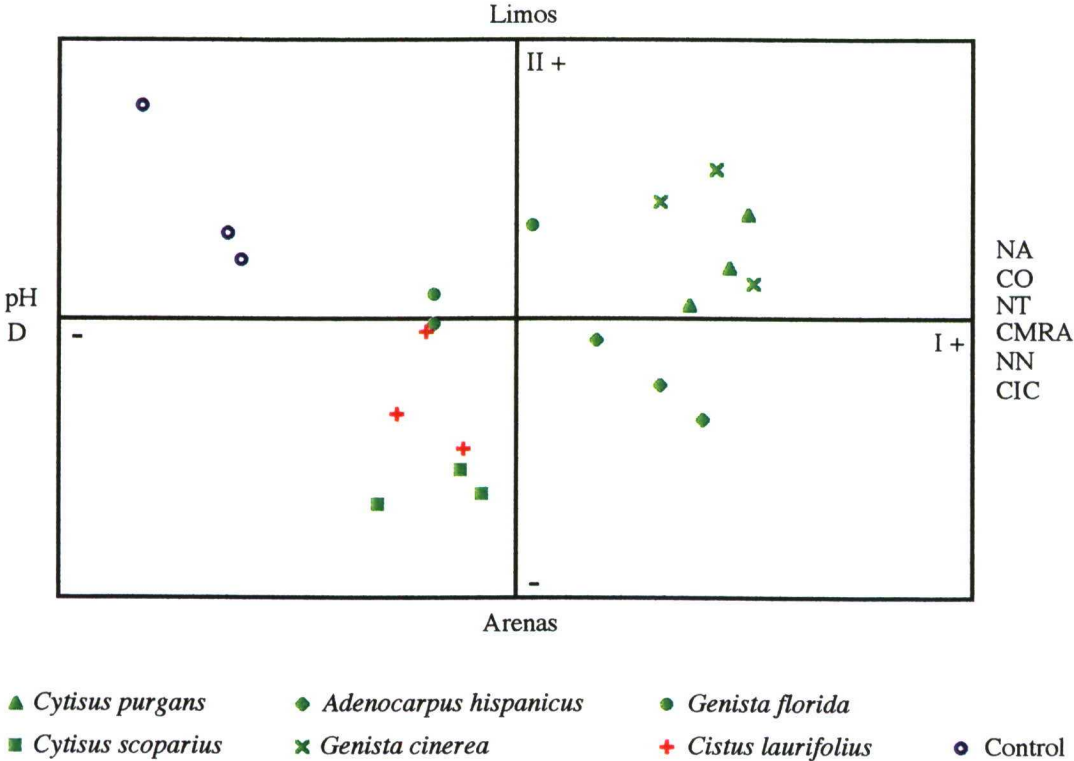


Fig. 52. Representación gráfica de las observaciones de los suelos en el plano definido por los dos primeros ejes de un análisis de componentes principales.
 Las variables de mayor peso en el cálculo de los ejes se indican en el extremo de los mismos.
 D = degradabilidad, NA = nitrógeno amonio, CO = carbono orgánico, NT = nitrógeno total, CMRA = capacidad máxima de retención de agua, NN = nitrógeno nitrato y CIC = capacidad de intercambio catiónico.

intercambio catiónico (Bache, 1976) y de retención de agua (Porta et al., 1999), estimula la producción de CO₂ (Schlesinger, 1977, Gispert et al., 1988) y acidifica el suelo (Bache, 1976, Duchaufour, 1987), lo que favorece la formación de arcillas y, por consiguiente, la capacidad de retención de agua (Duchaufour, 1987, Porta et al., 1999). Sin embargo, la lignina del suelo, proveniente de la hojarasca, podría reducir la capacidad de descomposición del suelo de los arbustos con respecto al control, por su recalcitrancia (McClaugherty & Berg, 1987, Smolander et al., 1996, Vanlauwe et al., 1997, Pardo et al., 1997, Lundmark-Thelin & Johansson, 1997) y por la formación de complejos lignina-celulosa que limitan la acción descomponedora de microorganismos y enzimas celulolíticos (Dommergues, 1971, Tate, 1987).

Cambios provocados por cada planta

La **textura** de los suelos de los 6 arbustos y del control (Fig. 53, pág. 143), Apéndice 12, pág. 255) refleja su carácter arenoso. Así, todos se encuadran en la clase textural franco-arenosa, excepto el de *G. cinerea*, que, al tener un porcentaje de arcillas mayor, presenta una textura franco-arcillo-arenosa. En general, los suelos arenosos se caracterizan por estar bien aireados y tener una capacidad de retención de agua y de intercambio catiónico bajas (Duchaufour, 1987).

Los análisis de la varianza realizados con los porcentajes de arenas, arcillas y limos dieron diferencias significativas en algunos casos (Tab. 39, pág. 141).

Los resultados de estos análisis confirman que el contenido de arenas observado del suelo de *C. scoparius* es significativamente mayor que el del resto de suelos, excepto el de *C. laurifolius*; el de *C. laurifolius* es mayor que el de *C. purgans*, *G. cinerea* y control; el de *A. hispanicus* mayor que el *G. cinerea* y control, y el de *G. florida*, mayor que el *G. cinerea* (Tab. 37, pág. 138).

Igualmente, el porcentaje de arcillas medido de *G. cinerea* es significativamente mayor que el de los demás suelos; el de *C. purgans* es mayor que el de *C. scoparius*, *C. laurifolius* y control; el de *A. hispanicus* y *G. florida* es mayor que el de *C. laurifolius* y control y el de *C. scoparius*, menor que el de *A. hispanicus*, *G. florida* y *G. cinerea*.

Con respecto al porcentaje de limos registrado, el del suelo control es significativamente mayor que el del resto de suelos.

El porcentaje de limos mayor del suelo control confirma una capacidad de retención de agua, capacidad de intercambio catiónico y fertilidad física menores con respecto a los suelos bajo los arbustos (Porta et al., 1999).

El suelo de la jara se distingue por tener un porcentaje de arcillas menor y de arenas mayor que los de las leguminosas, excepto *C. scoparius*.

Tab. 39. Análisis de la varianza de la textura de los suelos de los 6 arbustos y de un suelo control con 1 factor (suelo). Nivel de significación, 0.05%.

A. Diferencias LSD (Fisher) para el porcentaje de arenas del factor suelo.

B. Diferencias LSD (Fisher) para el porcentaje de arcillas del factor suelo.

C. Diferencias LSD (Fisher) para el porcentaje de limos del factor suelo.

Se indican solamente aquellas comparaciones que resultan significativas (* = $P < 0.05$).

	Factor	F	P	Diferencias significativas
Arenas	suelo	7.842	0.0013	sí (A)
Arcillas	suelo	7.319	0.0018	sí (B)
Limos	suelo	4.985	0.0088	sí (C)

A

Arenas						
	<i>Cytisus purgans</i>	<i>Cytisus scoparius</i>	<i>Adenocarpus hispanicus</i>	<i>Genista florida</i>	<i>Genista cinerea</i>	<i>Cistus laurifolius</i>
<i>Cytisus scoparius</i>	*		*	*	*	
<i>Genista cinerea</i>			*	*		
<i>Cistus laurifolius</i>	*				*	
Control		*	*			*

B

Arcillas				
	<i>Cytisus purgans</i>	<i>Adenocarpus hispanicus</i>	<i>Genista florida</i>	<i>Genista cinerea</i>
<i>Cytisus scoparius</i>	*	*	*	*
<i>Genista cinerea</i>	*	*	*	
<i>Cistus laurifolius</i>	*	*	*	*
Control	*	*	*	*

C

Limos						
	<i>Cytisus purgans</i>	<i>Cytisus scoparius</i>	<i>Adenocarpus hispanicus</i>	<i>Genista florida</i>	<i>Genista cinerea</i>	<i>Cistus laurifolius</i>
Control	*	*	*	*	*	*

La capacidad máxima de retención de agua (Fig. 54, pág. 143, Apéndice 13, pág. 255) es escasa como corresponde a los leptosoles úmbricos, suelos arenosos con un horizonte A rico en materia orgánica, que rondan el valor medio de 0.30 ml/g (Monturiol & Alcalá del Olmo, 1990a). Además es algo inferior a la encontrada por Mateus (1997) de 0.96 ml/g en suelos de textura franco-arenosa.

El análisis de la varianza efectuado con la capacidad máxima de retención de agua solo arrojó diferencias significativas en algunos casos (Tab. 40, pág. 142). Estos resultados corroboran que la capacidad máxima de retención de agua medida del suelo control fue significativamente menor que la del resto de suelos. Para los suelos de los arbustos, la del suelo de *G. florida* fue significativamente menor que la de los suelos de los demás arbustos y la de *C. laurifolius* fue significativamente menor que la de los suelos de *A. hispanicus* y *G. cinerea* (Tab. 37, pág. 138).

Los suelos de la jara tienen una capacidad máxima de retención de agua menor que los de las leguminosas, excepto *G. florida*.

Tab. 40. Análisis de la varianza de la capacidad máxima de retención de agua de los suelos de los 6 arbustos y de un suelo control con 1 factor (suelo). Nivel de significación, 0.05%.
A. Diferencias LSD (Fisher) para el factor suelo.
Se indican solamente aquellas comparaciones que resultan significativas (* = $P < 0.05$).

Factor	F	P	Diferencias significativas
suelo	23.396	0.0001	sf (A)

A

	<i>Cytisus purgans</i>	<i>Cytisus scoparius</i>	<i>Adenocarpus hispanicus</i>	<i>Genista florida</i>	<i>Genista cinerea</i>	<i>Cistus laurifolius</i>
<i>Genista florida</i>	*	*	*			
<i>Genista cinerea</i>				*		
<i>Cistus laurifolius</i>			*	*	*	
Control	*	*	*	*	*	*

Los pH de estos suelos, medidos frente a agua (Fig. 55, pág. 143, Apéndice 14, pág. 256), son similares al rango de los suelos en los que predominan las arenas, obtenido por Bremner & Jenkinson (1960), de 4.8-6.5. Según estos valores de pH todos los suelos son ácidos: el suelo control es ligeramente ácido, el de *C. scoparius* medianamente ácido, el de *C. laurifolius* fuertemente ácido, los de *G. florida* y *A. hispanicus* muy fuertemente ácidos y los de *G. cinerea* y *C. purgans* extremadamente ácidos (Soil Survey Staff, 1951).

Los distintos valores de pH se compararon entre sí mediante un análisis de la varianza, el cual dio diferencias significativas en varios casos (Tab. 41, pág. 142). Estos resultados ratifican que el pH del suelo control fue significativamente mayor que el del resto de suelos. Con respecto al pH de los suelos de los arbustos, el de *C. scoparius* y *C. laurifolius* fue significativamente mayor que el de los demás y el de *G. florida* y *A. hispanicus*, significativamente mayor que el de *C. purgans* y *G. cinerea* (Tab. 37, pág. 138).

Tab. 41. Análisis de la varianza del pH de los suelos de los 6 arbustos y de un suelo control con 1 factor (suelo). Nivel de significación, 0.05%.
A. Diferencias LSD (Fisher) para el factor suelo.
Se indican solamente aquellas comparaciones que resultan significativas (* = $P < 0.05$).

Factor	F	P	Diferencias significativas
suelo	38.672	0.0001	sf (A)

A

	<i>Cytisus purgans</i>	<i>Cytisus scoparius</i>	<i>Adenocarpus hispanicus</i>	<i>Genista florida</i>	<i>Genista cinerea</i>	<i>Cistus laurifolius</i>
<i>Cytisus scoparius</i>	*					
<i>Adenocarpus hispanicus</i>	*	*				
<i>Genista florida</i>	*	*				
<i>Genista cinerea</i>		*	*	*		
<i>Cistus laurifolius</i>	*		*	*	*	
Control	*	*	*	*	*	*

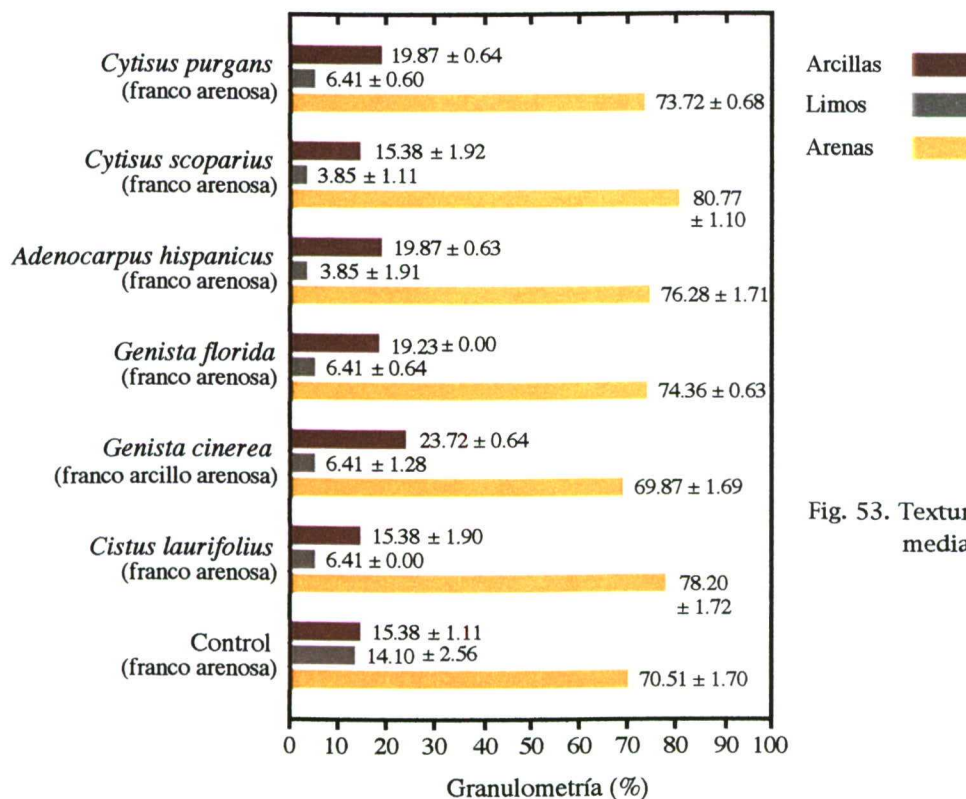


Fig. 53. Textura. Se indica la media y el error estándar.

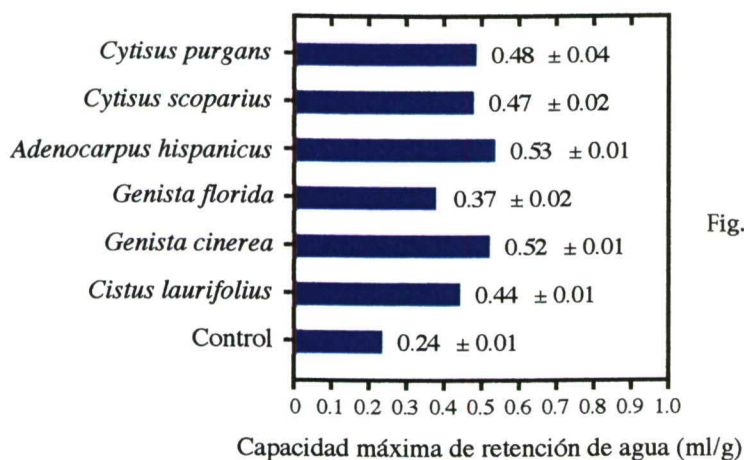


Fig. 54. Capacidad máxima de retención de agua (ml/g). Se indica la media y el error estándar.

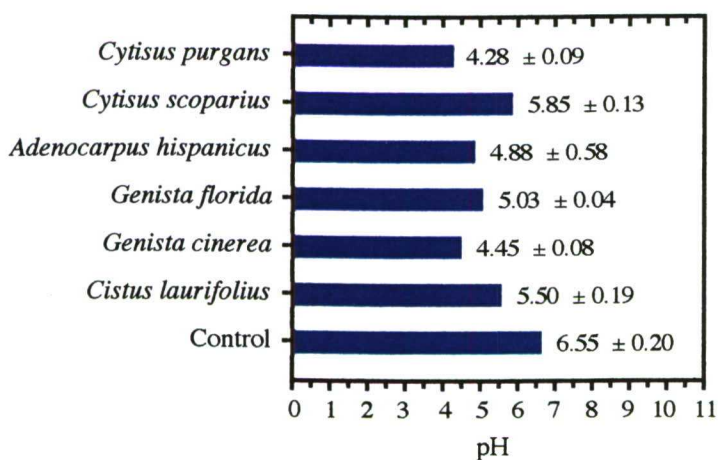


Fig. 55. pH. Se indica la media y el error estándar.

La mayor acidez de los suelos bajo los arbustos se debe al aporte de materia orgánica por la caída de hojarasca, lo que conduce a una acidificación del suelo (Bache, 1976). Igualmente, la nitrificación mayor, derivada de la descomposición de la hojarasca aportada al suelo por los arbustos, contribuye también a reducir el pH (Duchaufour, 1987).

El pH del suelo de la jara es mayor que el de los suelos de las leguminosas, excepto *C. scoparius*. A pesar de esta excepción, se ratifica que las plantas fijadoras de nitrógeno tienden a acidificar el suelo más que las no fijadoras, ya que aquellas tienen una producción neta de H⁺ y solo toman bases del suelo, mientras que éstas toman bases y NO₃⁻ (Sprent, 1979).

La capacidad de intercambio catiónico de los suelos (Fig. 56, pág. 145, Apéndice 15, pág. 256) es superior a la obtenida en suelos arenosos por Greenhill & Peverill (1977), de 10.4-30.5 cmol_c/kg, y por Mateus (1997), de 14.78-17.05 cmol_c/kg, en suelos de textura franco-arenosa.

Al comparar con un anova los diferentes valores de la capacidad de intercambio catiónico, aparecen algunas diferencias significativas (Tab. 42, pág. 144). Estos resultados reafirman que la capacidad de intercambio catiónico del suelo de *A. hispanicus* fue significativamente mayor que la del resto de suelos, excepto el de *G. cinerea*; la del suelo de *G. cinerea* fue significativamente mayor que la del control, *C. scoparius*, *G. florida* y *C. laurifolius*, y la de los suelos de *C. purgans* y *C. scoparius*, mayor que la del control (Tab. 37, pág. 138).

La capacidad de intercambio catiónico del suelo control, menor que la del resto, indica que tiene menos capacidad para suministrar cationes nutritivos a las plantas (Bache, 1976) y, por lo tanto, una fertilidad mineral más baja (Duchaufour, 1987). Esto mismo sucede con el suelo de la jara con respecto a los de leguminosas. No obstante, hay que tener en cuenta que los resultados de la determinación de la capacidad de intercambio catiónico está sujeta a errores debidos a hidrólisis y retención de sales, sobre todo en suelos ácidos, por lo que su interpretación es delicada (Okazaki *et al.*, 1963).

Tab. 42. Análisis de la varianza de la capacidad de intercambio catiónico de los suelos de los 6 arbustos y de un suelo control con 1 factor (suelo). Nivel de significación, 0.05%.
 A. Diferencias LSD (Fisher) para el factor suelo.
 Se indican solamente aquellas comparaciones que resultan significativas (* = P < 0.05).

Factor	F	P	Diferencias significativas		
suelo	7.631	0.0015	sf (A)		

A		<i>Cytisus purgans</i>	<i>Cytisus scoparius</i>	<i>Adenocarpus hispanicus</i>	<i>Genista florida</i>	<i>Genista cinerea</i>
	<i>Adenocarpus hispanicus</i>	*	*			
	<i>Genista florida</i>			*		
	<i>Genista cinerea</i>		*		*	
	<i>Cistus laurifolius</i>			*		*
	Control	*	*	*		*

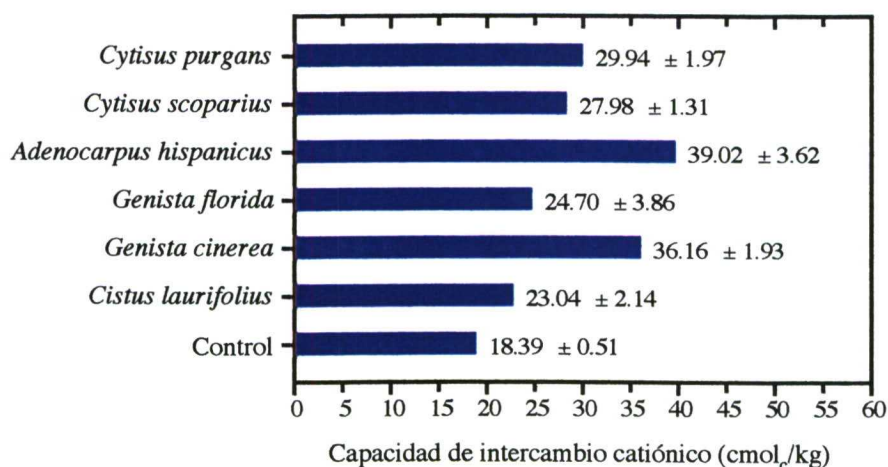


Fig. 56. Capacidad de intercambio catiónico (cmol_c/kg). Se indica la media y el error estándar.

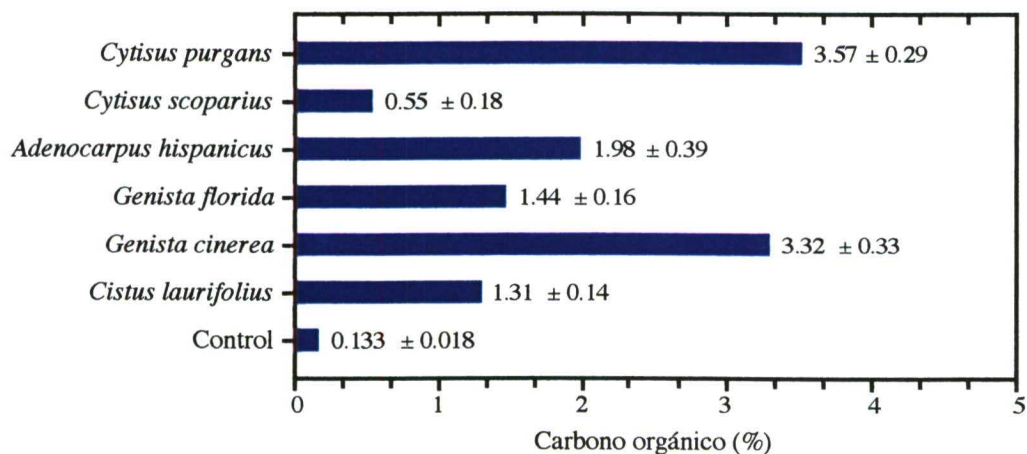


Fig. 57. Carbono orgánico fácilmente oxidable (%). Se indica la media y el error estándar.

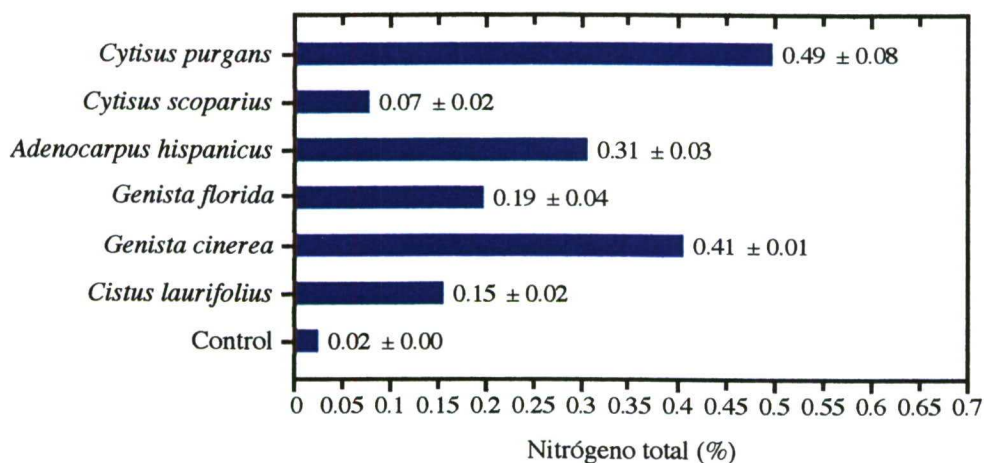


Fig. 58. Nitrógeno total (%). Se indica la media y el error estándar.

Los contenidos de **carbono orgánico** fácilmente oxidable de estos suelos (Fig. 57, pág. 145, Apéndice 16, pág. 256) son similares a los obtenidos por Bremner & Jenkinson (1960), de 0.16-4.18%, y superiores a los observados por Bremner & Tabatabai (1972), de 0.47-0.92%, ambos medidos en suelos mayoritariamente arenosos. Igualmente, son inferiores al intervalo registrado por Pozuelo González *et al.* (1995), de 1.36-4.18%, por Pérez Hernández (1996), de 1.04-4.21, y por Mateus (1997), de 3.7-5.8, y similares al de Aranda *et al.* (1990), de 1.32-2.38%, los cuatro de suelos franco arenosos.

El análisis de la varianza realizado con los contenidos de carbono orgánico señaló ciertas diferencias significativas (Tab. 43, pág. 146). Estos resultados aseguran que el carbono orgánico registrado en los suelos de *C. purgans* y *G. cinerea* fue significativamente mayor que el del resto de suelos, mientras que el carbono del suelo control y el de *C. scoparius* fue significativamente menor que el de los demás suelos (Tab. 37, pág. 138).

El contenido de carbono orgánico, mayor en el suelo de los arbustos que en el control, proviene de la descomposición de la hojarasca que aportan los arbustos, lo que incrementa la materia orgánica del suelo y la microflora edáfica (West & Klemmedson, 1978, Pérez Hernández, 1996, Kleb & Wilson, 1997, Moro *et al.*, 1997, Mummey *et al.*, 1997).

El carbono orgánico del suelo de la cistácea es menor que el de los suelos de las leguminosas, a excepción de *C. scoparius*, tal como ocurrió en el caso del pH.

Tab. 43. Análisis de la varianza del carbono orgánico de los suelos de los 6 arbustos y de un suelo control con 1 factor (suelo). Nivel de significación, 0.05%.
 A. Diferencias LSD (Fisher) para el factor suelo.
 Se indican solamente aquellas comparaciones que resultan significativas (* = $P < 0.05$).

Factor		F	P	Diferencias significativas		
suelo		29.004	0.0001	sí (A)		

A		<i>Cytisus purgans</i>	<i>Cytisus scoparius</i>	<i>Adenocarpus hispanicus</i>	<i>Genista florida</i>	<i>Genista cinerea</i>	<i>Cistus laurifolius</i>
	<i>Cytisus scoparius</i>	*					
	<i>Adenocarpus hispanicus</i>	*	*				
	<i>Genista florida</i>	*	*				
	<i>Genista cinerea</i>		*	*	*		
	<i>Cistus laurifolius</i>	*	*			*	
	Control	*		*	*	*	*

El **nitrógeno total** (Fig. 58, pág. 145, Apéndice 16, pág. 256) está dentro del rango encontrado por Sowden *et al.* (1977), de 0.02-1.06, en diversos suelos del mundo. Es similar al observado por Bremner & Jenkinson (1960), de 0.07-0.37%, y por Bremner & Tabatabai (1972), de 0.05-0.79%, en suelos mayoritariamente arenosos. Asimismo, es menor que el obtenido por Mateus (1997), de 0.34-0.55, y parecido al de Aranda *et al.* (1990), de 0.15-0.26%, al de Pérez Hernández (1996), de 0.09 y 0.42, y al de Pozuelo González *et al.* (1995), de 0.12-0.39%, los cuatro medidos en suelos de textura franco-arenosa.

Los diferentes valores del nitrógeno total se compararon entre sí mediante un análisis de la varianza, que dio algunas diferencias significativas (Tab. 44, pág. 147). Estos resultados ratifican que el nitrógeno total medido en el suelo de *C. purgans* fue significativamente mayor que el del resto de suelos, excepto el de *G. cinerea*; el del suelo de *G. cinerea* fue mayor que el del control, *C. scoparius*, *G. florida* y *C. laurifolius*; el del de *A. hispanicus* fue mayor que el del control, *C. scoparius* y *C. laurifolius*, y el nitrógeno total de los suelos de *G. florida* y *C. laurifolius* fue significativamente mayor que el del control (Tab. 37, pág. 138).

El contenido de nitrógeno total mayor en los suelos de los arbustos que en el suelo control, deriva del nitrógeno de las partes aéreas, lavado por el agua de lluvia, que entra en el dosel escurrida por la planta (Bollen & Lu, 1968, Kleb & Wilson, 1997) y de la descomposición de la hojarasca aportada por los arbustos que estimula la mineralización (West & Klemmedson, 1978, Kleb & Wilson, 1997, Bauhus, 1996, Mummey et al., 1997, Moro et al., 1997), sobre todo en plantas fijadoras de nitrógeno (Bermúdez de Castro & Gutiérrez Mañero, 1985, Llinares, 1990, Pérez Hernández, 1996).

Al igual que sucedió con el carbono orgánico, el contenido de nitrógeno total registrado en el suelo de la jara es menor que el de los suelos de las leguminosas, excepto para *C. scoparius*.

Tab. 44. Análisis de la varianza del nitrógeno total de los suelos de los 6 arbustos y de un suelo control con 1 factor (suelo). Nivel de significación, 0.05%.
A. Diferencias LSD (Fisher) para el factor suelo.
Se indican solamente aquellas comparaciones que resultan significativas (* = P < 0.05).

Factor	F	P	Diferencias significativas
suelo	29.487	0.0001	sí (A)

A

	<i>Cytisus purgans</i>	<i>Cytisus scoparius</i>	<i>Adenocarpus hispanicus</i>	<i>Genista florida</i>	<i>Genista cinerea</i>	<i>Cistus laurifolius</i>
<i>Cytisus scoparius</i>	*					
<i>Adenocarpus hispanicus</i>	*	*				
<i>Genista florida</i>	*	*	*			
<i>Genista cinerea</i>		*		*		
<i>Cistus laurifolius</i>	*	*	*		*	
Control	*	*	*	*	*	*

Los valores de **nitrógeno amonio** (Fig. 59, pág. 148, Apéndice 16, pág. 256) son similares al rango encontrado por Pozuelo González et al. (1995), de 16.51-42.38 ppm, y por Pérez Hernández (1996), de 11.86-38.37, y superiores al obtenido por Mateus (1997), de 10.3-14.1, los tres medidos en suelos franco arenosos.

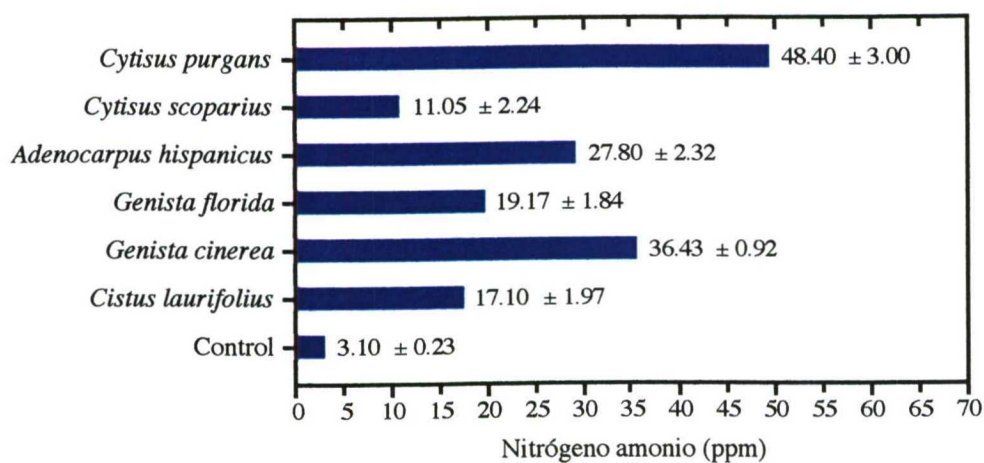


Fig. 59. Nitrógeno amonio (ppm). Se indica la media y el error estándar.

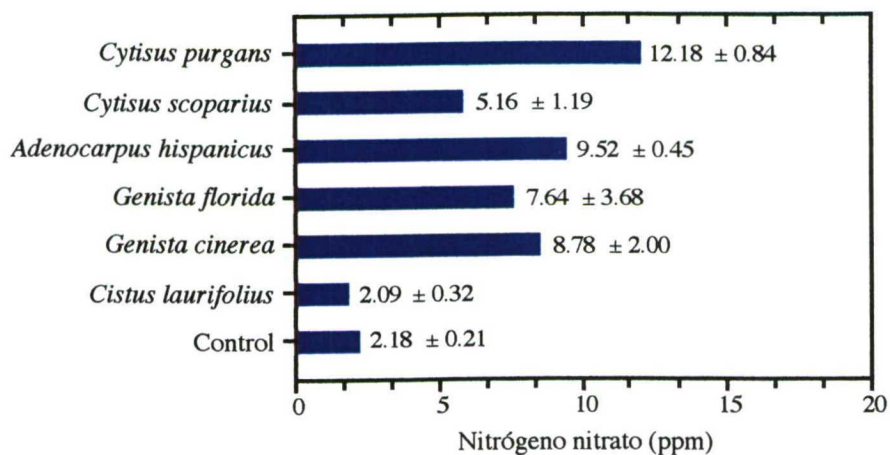


Fig. 60. Nitrógeno nitrato (ppm). Se indica la media y el error estándar.

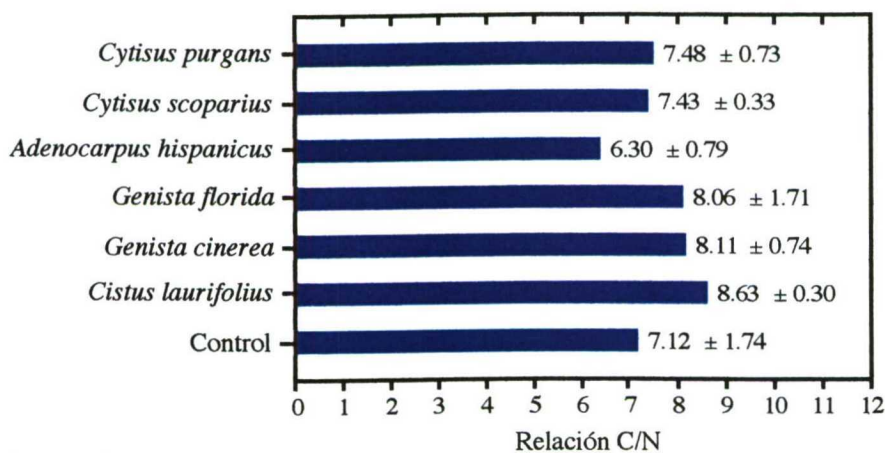


Fig. 61. Relación C/N. Se indica la media y el error estándar.

El análisis de la varianza realizado con los contenidos de nitrógeno amonio dio algunas diferencias significativas (Tab. 45, pág. 149). Estos resultados confirman que el nitrógeno amonio encontrado en el suelo de *C. purgans* fue significativamente mayor y el del suelo control significativamente menor que el del resto de suelos, respectivamente; el del suelo de *G. cinerea* fue mayor que el de los suelos de *C. scoparius*, *A. hispanicus*, *G. florida* y *C. laurifolius*; el del suelo de *A. hispanicus* fue mayor que el de los de *C. scoparius*, *G. florida* y *C. laurifolius*, y el del suelo de *G. florida* fue significativamente mayor que el del suelo de *C. scoparius* (Tab. 37, pág. 138).

La cantidad de nitrógeno amonio mayor en el suelo de los arbustos que en el suelo control, al igual que en el caso del nitrógeno total, proviene de los compuestos nitrogenados de las partes aéreas, lavados por las precipitaciones, que entran en el dosel escurridos por la planta y de la descomposición de la hojarasca aportada por los arbustos.

El nitrógeno amonio del suelo de la cistácea, igual que ocurrió con el carbono orgánico y nitrógeno total, es menor que el los suelos de las leguminosas, excepto *C. scoparius*. Esta excepción no contradice que las plantas fijadoras de nitrógeno regulan eficazmente la densidad de los microorganismos del ciclo del nitrógeno, incrementando la de amonificantes (Bermúdez de Castro & Gutiérrez Mañero, 1985, Llinares, 1993, Pérez Hernández, 1996).

Tab. 45. Análisis de la varianza del nitrógeno amonio de los suelos de los 6 arbustos y de un suelo control con 1 factor (suelo). Nivel de significación, 0.05%.
A. Diferencias LSD (Fisher) para el factor suelo.
Se indican solamente aquellas comparaciones que resultan significativas (* = P < 0.05).

Factor		F	P	Diferencias significativas		
suelo		58.303	0.0001	sí (A)		

A		<i>Cytisus purgans</i>	<i>Cytisus scoparius</i>	<i>Adenocarpus hispanicus</i>	<i>Genista florida</i>	<i>Genista cinerea</i>	<i>Cistus laurifolius</i>
	<i>Cytisus scoparius</i>	*					
	<i>Adenocarpus hispanicus</i>	*	*				
	<i>Genista florida</i>	*	*	*			
	<i>Genista cinerea</i>	*	*	*	*		
	<i>Cistus laurifolius</i>	*		*		*	
	Control	*	*	*	*	*	*

Los contenidos de **nitrógeno nitrato** de estos suelos (Fig. 60, pág. 148, Apéndice 16, pág. 256) son inferiores al rango encontrado por Mateus (1997), de 32.2-48.0%, y similares al de Pozuelo González *et al.* (1995), de 1.05-16.92 ppm, y al de Pérez Hernández (1996), de 0.78-19.65, los tres medidos en suelos franco arenosos.

Las distintas concentraciones de nitrógeno nitrato se compararon entre con un análisis de la varianza, el cual presentó diferencias significativas en ciertos casos (Tab. 46, pág. 150). Estos resultados confirman que el nitrógeno nitrato medido en los suelos de *C. laurifolius* y control fue significativamente menor que el del resto de suelos (Tab. 37, pág. 138).

La cantidad de nitrato en el suelo de las leguminosas mayor que en el control, como en el caso del nitrógeno total y amonio, se debe a los compuestos nitrogenados de las partes aéreas, lavados por el agua de lluvia, que entran en el dosel escurridos por la planta y al derivado de la descomposición de la hojarasca aportada por los arbustos, sobre todo en las plantas fijadoras de nitrógeno. Además, es posible que en el suelo control haya pérdidas de nitrato por lavado y desnitrificación mayores que en el suelo bajo los arbustos, como ocurre en ecosistemas deforestados (Jarvis, 1996, Schimel et al., 1997), debido, fundamentalmente, a la falta de absorción de nitrato por las plantas (Vitousek, 1983).

El contenido de nitrato del suelo de la jara menor que el de los demás, incluido el control, puede ser debido a que *C. laurifolius* inhiba el desarrollo de los microorganismos nitrificantes. Esto se basa en que ésta y otras especies de *Cistus* presentan sustancias antimicrobianas, sobre todo en hojas y flores (Robles et al., 1998, Demetzos et al., 1999, Yesilada et al., 1999), como ocurre en *Alnus glutinosa* (Llinares, 1993, Pérez Hernández, 1996) y otras plantas.

Tab. 46. Análisis de la varianza del nitrógeno nitrato de los suelos de los 6 arbustos y de un suelo control con 1 factor (suelo). Nivel de significación, 0.05%.

A. Diferencias LSD (Fisher) para el factor suelo.
Se indican solamente aquellas comparaciones que resultan significativas (* = P < 0.05).

Factor	F	P	Diferencias significativas		
			sí (A)		
suelo	8.144	0.0011	sí (A)		

A		<i>Cytisus purgans</i>	<i>Cytisus scoparius</i>	<i>Adenocarpus hispanicus</i>	<i>Genista florida</i>	<i>Genista cinerea</i>
	<i>Cytisus scoparius</i>	*				
	<i>Cistus laurifolius</i>	*	*	*	*	*
	Control	*	*	*	*	*

Los valores de la relación C/N de estos suelos (Fig. 61, pág. 148, Apéndice 16, pág. 256) son inferiores al rango encontrado por Pozuelo González et al. (1995), de 9.27-11.33, por Aranda et al. (1990), de 8.8-9.0, por Pérez Hernández (1996), de 7.80-18.40, y por Mateus (1997), de 6.73-17.06, los cuatro medidos en suelos de textura franco-arenosa.

El análisis de la varianza efectuado con las relaciones C/N no dio diferencias significativas en ningún caso (F = 0.631, P = 0.7039).

Aunque la relación C/N baja del suelo refleja, algunas veces, un contenido alto de materia orgánica (Ross et al., 1996), los cocientes C/N de los 7 suelos indican, más bien, que la descomposición de materia orgánica es rápida (López Ritas y López Melida, 1990) y orientada hacia la mineralización (Duchaufour, 1987).

El suelo de *C. laurifolius* tiene el valor más alto de la relación C/N, de igual modo que la de su hojarasca es mayor que la de las leguminosas (Capítulo 5, pág. 86), ya que, en general, la C/N del suelo de las plantas es un reflejo de la de su hojarasca (Tateno & Chapin, 1996).

Los modelos de **desprendimiento de CO₂**, que indican la actividad respiratoria del suelo (Tab. 47, pág. 151, Fig. 62a, pág. 153, Apéndice 18, pág. 258), mostraron una dinámica en dientes de sierra, con bajadas en los días 2 y 7 y subida en el 9, que afectan a todos los suelos. Asimismo, se observó un incremento progresivo en la producción de CO₂ en los suelos de *G. florida*, *G. cinerea*, *C. laurifolius* y control, mientras que en los de *C. purgans*, *C. scoparius* y *A. hispanicus*, se encontró una tendencia a disminuir la respiración a lo largo del tiempo. Estas observaciones se confirmaron con las regresiones lineales simples efectuadas entre el desprendimiento de CO₂ y el tiempo de incubación (Fig. 62b, pág. 153), que dieron resultados significativos ($P < 0.05$) solo para *G. cinerea* ($R^2 = 0.486$, $F = 11.923$, $P = 0.0006$) y *C. laurifolius* ($R^2 = 0.332$, $F = 8.86$, $P = 0.0078$).

Las condiciones de incubación mantenidas constantes durante el tiempo del experimento e iguales en todos los suelos, no van a influir en las diferencias de actividad respiratoria encontradas, debidas más bien a las características físicas y químicas de cada suelo, como textura, cantidad y calidad de la materia orgánica (Frankenberger & Dick, 1983, Smith *et al.*, 1985, Gispert *et al.*, 1988), que van a determinar la densidad de las poblaciones microbianas y la diversidad de las comunidades de microflora y microfauna. Así, la biomasa

Tab. 47. Desprendimiento de CO₂ (mg CO₂/20 g) de los suelos de los 6 arbustos y de un suelo control. Se indica la media y el error estándar.

Días	<i>Cytisus purgans</i>	<i>Cytisus scoparius</i>	<i>Adenocarpus hispanicus</i>	<i>Genista florida</i>	<i>Genista cinerea</i>	<i>Cistus laurifolius</i>	Control
1	3.593 ± 1.255	3.997 ± 0.540	4.693 ± 1.511	1.943 ± 0.807	1.907 ± 1.027	2.053 ± 1.175	1.100 ± 0.582
2	2.677 ± 0.642	2.457 ± 0.493	3.080 ± 0.833	1.247 ± 0.350	1.870 ± 0.416	1.687 ± 0.857	0.440 ± 0.386
3	3.263 ± 2.040	2.823 ± 0.925	2.603 ± 1.336	1.650 ± 0.229	3.410 ± 1.465	1.870 ± 1.226	0.220 ± 0.220
4	2.603 ± 1.691	2.823 ± 0.867	2.677 ± 0.912	0.513 ± 0.361	1.907 ± 1.488	2.090 ± 1.525	0.110 ± 0.110
5	2.860 ± 2.076	2.200 ± 0.496	3.043 ± 1.614	0.183 ± 0.132	2.603 ± 1.209	2.237 ± 1.140	0.037 ± 0.037
6	2.493 ± 0.569	3.447 ± 1.075	3.630 ± 1.477	0.367 ± 0.223	2.677 ± 1.308	0.953 ± 0.636	1.027 ± 1.027
7	1.137 ± 0.758	1.907 ± 0.984	2.897 ± 0.819	0.110 ± 0.110	2.457 ± 1.615	0.367 ± 0.367	0.293 ± 0.160
8	3.557 ± 2.350	1.650 ± 0.554	2.677 ± 1.974	1.137 ± 0.097	3.300 ± 1.944	0.000 ± 0.000	0.183 ± 0.183
9	3.667 ± 1.916	4.437 ± 2.018	5.317 ± 1.019	1.247 ± 0.257	3.373 ± 2.550	1.907 ± 1.034	0.587 ± 0.286
10	2.347 ± 2.347	2.347 ± 1.582	0.843 ± 0.509	1.393 ± 1.080	1.320 ± 0.732	1.503 ± 1.503	0.990 ± 0.830
11	2.237 ± 2.182	2.200 ± 1.651	2.860 ± 1.102	0.917 ± 0.540	3.447 ± 2.104	2.053 ± 1.891	1.173 ± 0.962
12	1.797 ± 1.797	1.283 ± 0.673	2.603 ± 1.195	0.697 ± 0.697	2.090 ± 1.049	2.090 ± 2.090	0.000 ± 0.000
13	1.503 ± 1.013	2.677 ± 2.018	1.760 ± 0.582	1.577 ± 0.604	3.117 ± 2.536	1.907 ± 1.798	0.000 ± 0.000
14	1.320 ± 1.320	2.127 ± 1.409	1.540 ± 0.959	0.513 ± 0.513	3.153 ± 1.780	3.677 ± 2.510	0.550 ± 0.496
15	1.393 ± 1.393	1.393 ± 1.232	2.163 ± 0.493	1.393 ± 0.986	3.923 ± 2.034	1.797 ± 1.797	0.587 ± 0.587
16	3.300 ± 3.300	2.420 ± 2.204	2.237 ± 1.691	2.970 ± 1.580	5.867 ± 3.104	2.970 ± 2.341	0.477 ± 0.477
17	1.540 ± 1.540	3.483 ± 3.043	1.577 ± 0.819	0.367 ± 0.367	4.327 ± 2.760	2.567 ± 2.074	0.917 ± 0.576
18	3.263 ± 3.263	2.970 ± 2.090	2.127 ± 0.763	1.173 ± 0.639	4.290 ± 3.205	3.007 ± 0.661	0.733 ± 0.529
19	1.723 ± 1.723	1.980 ± 1.712	1.833 ± 0.493	1.577 ± 0.997	3.373 ± 2.273	2.383 ± 2.167	0.110 ± 0.110
20	2.017 ± 1.165	1.467 ± 0.972	3.923 ± 1.624	1.980 ± 0.554	4.987 ± 2.364	5.683 ± 2.717	0.953 ± 0.744

de un suelo arenoso aumenta significativamente cuando se añaden arcillas, lo que se traduce en una actividad respiratoria más elevada (Amir & Alabouvette, 1993). Las arcillas mejoran la resistencia a la desecación de los microorganismos que se deshidratan de forma más regular (Bushby & Marshall, 1977) y, luego, se rehidratan mejor en el laboratorio. Las arcillas también adsorben antibióticos y tóxicos (Campbell & Ephgrave, 1983), disminuyendo sus efectos inhibitorios, y crean micrositios en los que se pueden esconder las bacterias evitando, en parte, la presión predatoria de los protozoos (Heijnen & Van Veen, 1991).

La producción media de CO₂ de los 7 suelos (Fig. 63, pág. 153) es similar a la encontrada por Gispert et al. (1988), de 2.92-5.08 mg CO₂/20 g, en suelos de textura arenosa.

Los valores del desprendimiento de CO₂ se compararon entre sí mediante un análisis de la varianza paramétrico de 2 factores, día y suelo, que presentó diferencias significativas solo para el factor suelo, pero no para los días ni para la interacción (Tab. 48, pág. 152). Estos resultados confirman que el desprendimiento de CO₂ observado en los suelos de *G. cinerea* y *A. hispanicus* fue significativamente mayor que el de los suelos de *G. florida*, *C. laurifolius* y control; el de los suelos de *C. scoparius* y *C. purgans* mayor que el de los de *G. florida* y control, y el de los suelos de *G. florida* y *C. laurifolius*, significativamente mayor que el del suelo control (Tab. 37, pág. 138).

El desprendimiento de CO₂ menor en el suelo control y su evolución más regular reflejan un número de microorganismos muy bajo, con respecto a los otros suelos (Coleman et al., 1980). Esto se debe a que los suelos cubiertos de vegetación contienen más carbono y nitrógeno (págs. 146 y 147) que proceden de la descomposición de la hojarasca, lo que aumenta las poblaciones microbianas (West & Klemmedson, 1978, Pérez Hernández, 1996, Kleb & Wilson, 1997, Moro et al., 1997, Mummey et al., 1997, Giesler et al., 1998). Además el efecto rizosfera potencia la comunidad microbiana de esos suelos (Bowen & Foster, 1978, Paul y Clark, 1989, Reille et al., 1996).

Los suelos de la jara tienen un desprendimiento de CO₂ menor que los de las leguminosas, excepto *G. florida*, igual que sucedió en el caso de la capacidad máxima de retención de agua.

Tab. 48. Análisis de la varianza del desprendimiento de CO₂ de los suelos de los 6 arbustos y de un suelo control con 2 factores (día y suelo). Nivel de significación, 0.05%.

A. Diferencias LSD (Fisher) para el factor suelo.

Se indican solo aquellas comparaciones que resultan significativas (* = P < 0.05).

Factor	F	P	Diferencias significativas
Día	1.035	0.4199	no
suelo	9.957	0.0001	sí (A)
interacción	0.350	1	no

A

	<i>Cytisus purgans</i>	<i>Cytisus scoparius</i>	<i>Adenocarpus hispanicus</i>	<i>Genista florida</i>	<i>Genista cinerea</i>	<i>Cistus laurifolius</i>
<i>Genista florida</i>	*	*	*		*	
<i>Cistus laurifolius</i>			*		*	
Control	*	*	*	*	*	*

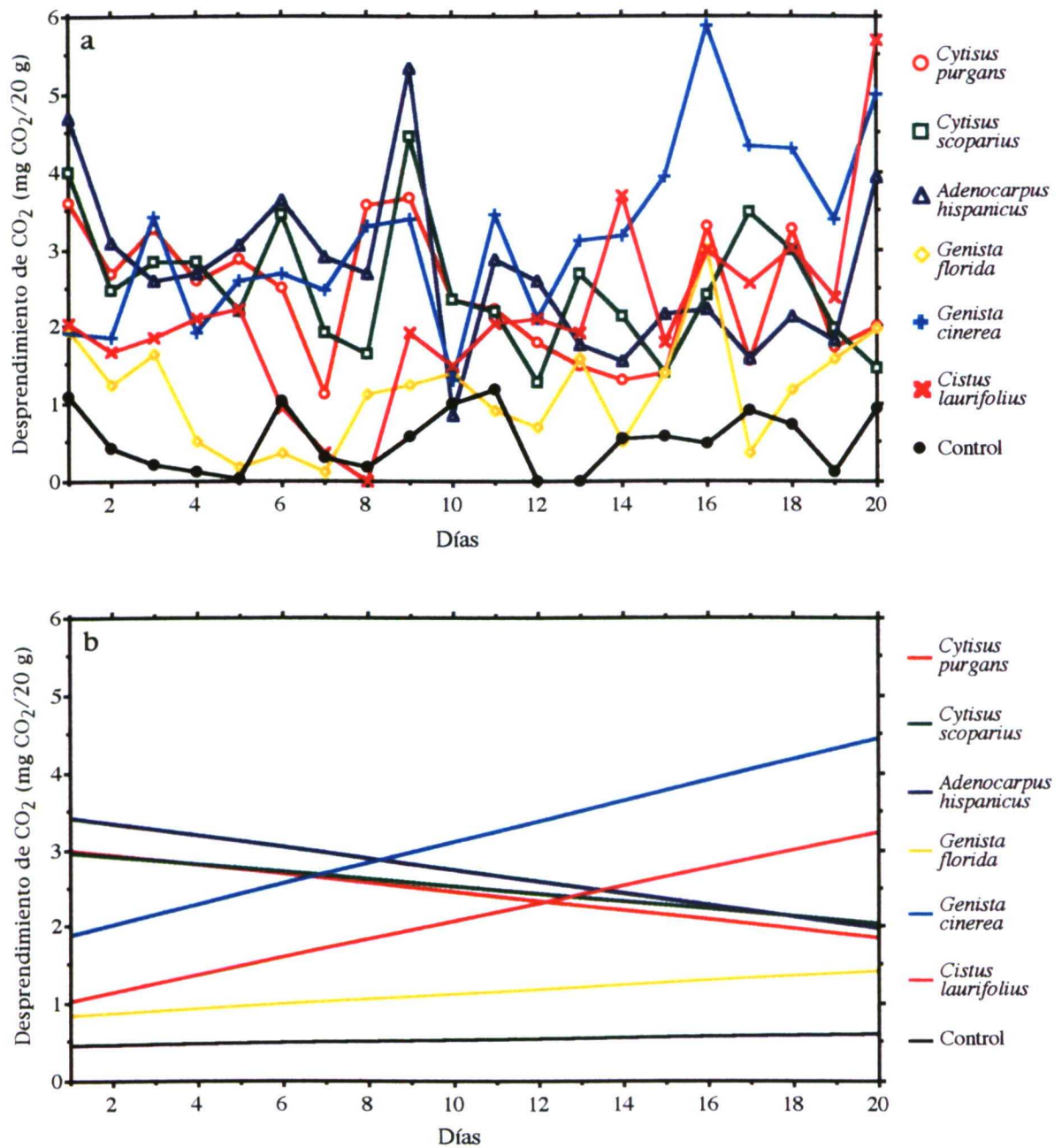


Fig. 62. Desprendimiento de CO₂ (mg CO₂/20 g) de los suelos de los 6 arbustos y en un suelo control durante el periodo de incubación.

a: Variaciones diarias. b: Regresiones simples entre el desprendimiento de CO₂ y el tiempo.

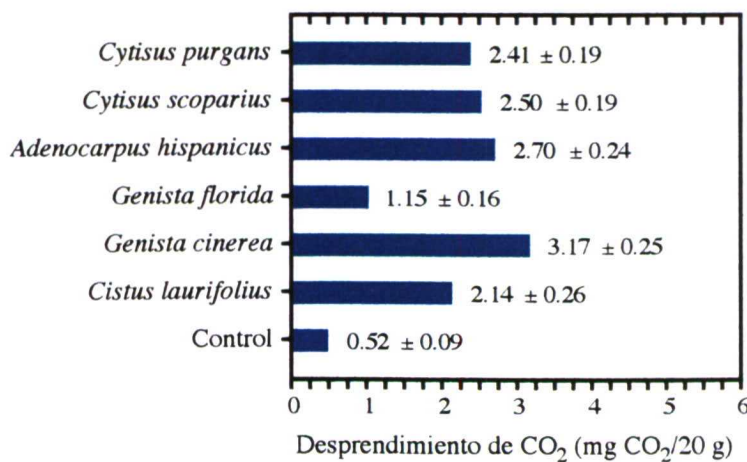


Fig. 63. Desprendimiento de CO₂ (mg CO₂/20 g). Se indica la media y el error estándar.

Como la respuesta bacteriana se incrementa cuando se fertiliza el suelo, el desprendimiento de CO₂ o respiración del suelo se usa como un índice de fertilidad de suelos agrícolas (Schlesinger, 1977, Gispert *et al.*, 1988). También se emplea como una medida de la actividad biológica edáfica y como un indicador de la descomposición (Coleman *et al.*, 1980).

Con el fin de conocer la **capacidad de descomposición** de los 7 suelos, se midieron las masas remanentes y se calcularon las tasas de descomposición según el modelo exponencial simple (Olson, 1963), de tiras de papel Whatman 3MM enterrado 136 días en dichos suelos (Tab. 49, pág. 154, Apéndice 20, pág. 259).

Muchos de los datos sobre actividades microbianas edáficas se han obtenido con ligeras modificaciones del método de las bolsas de Bocock & Gilbert (1957). Así, en vez de encerrar hojarasca en bolsas de malla, se utilizan materiales más definidos como la celulosa (Coleman *et al.*, 1980). La descomposición de la celulosa, muestra una tendencia similar a la de la hojarasca, permite distinguir los efectos de los suelos de diferentes especies de plantas, se relaciona con la tasa de descomposición de la materia orgánica y, consecuentemente, con el ciclo de nutrientes, la fertilidad del suelo y el crecimiento y productividad de las plantas. Por esto, da un medida interpretable de la actividad microbiana en función de los factores ambientales, y se la considera un índice de la capacidad de descomposición de la materia orgánica (Brey Meyer, 1978, Kurka & Starr, 1997, Latter & Walton, 1988, Latter & Harrison, 1988).

Tab. 49. Masas remanentes (g peso seco), porcentaje descompuesto y tasas de descomposición (año⁻¹), halladas según el modelo exponencial simple, de las tiras de papel Whatman 3MM enterradas en los suelos de los 6 arbustos y en un suelo control durante 136 días. Se indica la media y el error estándar.

	<i>Cytisus purgans</i>	<i>Cytisus scoparius</i>	<i>Adenocarpus hispanicus</i>	<i>Genista florida</i>	<i>Genista cinerea</i>	<i>Cistus laurifolius</i>	Control
Masas remanentes	1.959 ± 0.229	1.413 ± 0.260	1.719 ± 0.292	0.793 ± 0.181	0.791 ± 0.074	1.034 ± 0.286	0.640 ± 0.391
Porcentaje descompuesto	37.809 ± 7.267	55.142 ± 8.258	45.428 ± 9.257	74.825 ± 5.732	74.888 ± 2.359	67.174 ± 9.079	79.682 ± 12.409
Tasas de descomposición	1.314 ± 0.326	2.259 ± 0.560	1.706 ± 0.469	3.835 ± 0.584	3.734 ± 0.262	3.241 ± 0.862	5.275 ± 1.597

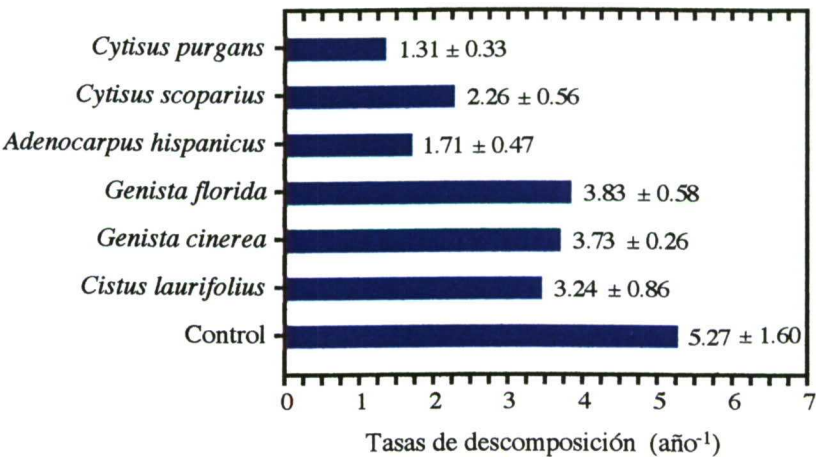


Fig. 64. Tasas de descomposición de las tiras de papel Whatman 3MM (año⁻¹). Se indica la media y el error estándar.

Las tasas de descomposición de las tiras de papel Whatman 3MM obtenidas en los 7 suelos (Fig. 64, pág. 154) están dentro del rango encontrado por Breymeyer (1978), de 0.730-9.854 año⁻¹, en suelos de Panamá, Polonia y Colorado.

El análisis de la varianza efectuado con los distintos valores de las tasas de descomposición de las tiras de papel Whatman 3MM presentó algunas diferencias significativas (Tab. 50, pág. 155). Estos resultados aseguran que la tasa de descomposición observada de las tiras enterradas en el suelo de *C. purgans* fue significativamente menor que las de los suelos de *G. florida* y *G. cinerea*, y la del control, significativamente mayor que las de *C. purgans*, *C. scoparius* y *A. hispanicus* (Tab. 37, pág. 138).

Los suelos de *C. purgans*, *C. scoparius* y *A. hispanicus* tienen una capacidad de descomposición menor que la de los suelos de *G. florida*, *G. cinerea*, *C. laurifolius* y control. Estos dos grupos de suelos coinciden con los formados con las tendencias de disminución y aumento del desprendimiento de CO₂, respectivamente (Fig. 62b, pág. 153).

La capacidad de descomposición del suelo de la cistácea es mayor que la de los suelos de las leguminosas, exceptuando las genistas, *G. florida* y *G. cinerea*.

Tab. 50. Análisis de la varianza de las tasas de descomposición de las tiras de papel Whatman 3MM, enterradas en los suelos de los 6 arbustos y en un suelo control durante el periodo de estudio, con 1 factor (suelo). Nivel de significación, 0.05%.
A. Diferencias LSD (Fisher) para el factor suelo.
Se indican solamente aquellas comparaciones que resultan significativas (* = P < 0.05).

Factor	F	P	Diferencias significativas		
suelo	3.095	0.0382	sí (A)		

A		<i>Cytisus purgans</i>	<i>Cytisus scoparius</i>	<i>Adenocarpus hispanicus</i>	<i>Genista florida</i>	<i>Genista cinerea</i>
	<i>Cytisus purgans</i>				*	*
	Control	*	*	*		

Destaca la capacidad de descomposición del suelo control, mayor que la de los otros suelos. Sin embargo, este suelo es el que tiene menor capacidad respiratoria y, por lo tanto, menos microorganismos activos. Nos encontramos ante un caso en el que no se cumple la hipótesis de Latter y Harrison (1988) que indica que la descomposición de la celulosa, medida con tiras de papel Whatman, se correlaciona con el crecimiento de las plantas y con las propiedades del suelo, materia orgánica, textura y nutrientes.

Normalmente al introducir en un suelo pobre una fuente de carbono se estimula la actividad de los microorganismos edáficos, como sucede en los desiertos (West & Klemmedson, 1978), y proliferan hongos descomponedores, como se ha visto por las colonias numerosas y grandes establecidas en las tiras de papel. La adición al suelo de materia orgánica y nutrientes reduce los tiempos de latencia de los microorganismos edáficos y aumenta rápidamente la

densidad de las poblaciones microbianas. Se incrementa, así, la actividad respiratoria, como han observado, entre otros, Puig (1978), al añadir paja, y Gispert *et al.* (1988), añadiendo compuestos húmicos, y desaparecen los materiales orgánicos introducidos en el suelo por una degradación rápida.

Creemos que el proceso de descomposición del suelo sin arbustos está controlado por la macrofauna. En la zona del suelo testigo hay numerosos hormigueros y está demostrado que las hormigas granívoras cambian su alimentación cuando se introducen elementos extraños en el suelo (López *et al.*, 1992). Los cadáveres, excrementos, hojas e incluso cartón papel, goma, plásticos y clavos las atraen y van a mordisquearlos. Suponemos que ésta es la causa principal de la desaparición del papel y de las mallas rotas que se encuentran en algunas bolsas, cuando se desentierran.

Estas causas también contribuyen a explicar que no haya una correspondencia entre las actividades respiratoria y descomponedora de los suelos de arbustos.

En las regresiones lineales simples que se realizaron entre las propiedades estudiadas de los suelos, resultan significativas ($P < 0.05$):

El porcentaje de arcillas, positivamente con los contenidos de carbono orgánico ($R^2 = 0.710$, $F = 12.231$, $P = 0.0173$), nitrógeno total ($R^2 = 0.684$, $F = 10.826$, $P = 0.0217$), amonio ($R^2 = 0.590$, $F = 7.185$, $P = 0.0438$) y nitrato ($R^2 = 0.599$, $F = 7.458$, $P = 0.0412$) y negativamente con el pH ($R^2 = 0.708$, $F = 12.145$, $P = 0.0176$).

El porcentaje de limos, positivamente con la degradabilidad medida por las tasas de descomposición ($R^2 = 0.620$, $F = 8.173$, $P = 0.0355$) y negativamente con la capacidad máxima de retención de agua ($R^2 = 0.764$, $F = 16.169$, $P = 0.0101$) y desprendimiento de CO_2 ($R^2 = 0.587$, $F = 7.095$, $P = 0.0447$).

La capacidad de intercambio catiónico, positivamente con la capacidad máxima de retención de agua ($R^2 = 0.769$, $F = 16.657$, $P = 0.0095$).

La capacidad máxima de retención de agua, negativamente con la degradabilidad ($R^2 = 0.611$, $F = 7.854$, $P = 0.0379$).

El carbono orgánico, negativamente con el pH ($R^2 = 0.905$, $F = 47.483$, $P = 0.001$).

El nitrógeno total, negativamente con el pH ($R^2 = 0.908$, $F = 49.625$, $P = 0.0009$) y positivamente con el carbono orgánico ($R^2 = 0.979$, $F = 228.03$, $P = 0.0001$).

El nitrógeno amonio, negativamente con el pH ($R^2 = 0.90$, $F = 45.216$, $P = 0.0011$) y positivamente con el carbono orgánico ($R^2 = 0.964$, $F = 135.43$, $P = 0.0001$) y nitrógeno total ($R^2 = 0.985$, $F = 336.44$, $P = 0.0001$).

El nitrógeno nitrato, negativamente con el pH ($R^2 = 0.774$, $F = 17.128$, $P = 0.009$) y positivamente con el carbono orgánico ($R^2 = 0.692$, $F = 11.218$, $P = 0.0203$), nitrógeno total ($R^2 = 0.783$, $F = 18.076$, $P = 0.0081$) y amonio ($R^2 = 0.780$, $F = 17.703$, $P = 0.0084$).

El desprendimiento de CO_2 , positivamente con la capacidad máxima de retención de agua ($R^2 = 0.936$, $F = 73.542$, $P = 0.0004$) y capacidad de intercambio catiónico ($R^2 = 0.711$, $F = 12.282$, $P = 0.0172$).

También se encuentra otro conjunto de relaciones positivas y negativas que se establecen entre algunas propiedades del suelo, pero con un nivel de significación de $P < 0.2$:

El porcentaje de arcillas, positivamente con la capacidad máxima de retención de agua ($R^2 = 0.307$, $F = 2.213$, $P = 0.197$) y capacidad de intercambio catiónico ($R^2 = 0.558$, $F = 6.319$, $P = 0.0536$).

El porcentaje de limos, positivamente con el pH ($R^2 = 0.326$, $F = 2.414$, $P = 0.1809$) y negativamente con la capacidad de intercambio catiónico ($R^2 = 0.470$, $F = 4.429$, $P = 0.0892$).

La capacidad de intercambio catiónico, negativamente con el pH ($R^2 = 0.524$, $F = 5.508$, $P = 0.0658$) y degradabilidad ($R^2 = 0.384$, $F = 3.114$, $P = 0.1379$).

La capacidad máxima de retención de agua, negativamente con el pH ($R^2 = 0.553$, $F = 6.178$, $P = 0.0555$) y positivamente con el carbono orgánico ($R^2 = 0.446$, $F = 4.022$, $P = 0.1012$), nitrógeno total ($R^2 = 0.461$, $F = 4.275$, $P = 0.0935$), amonio ($R^2 = 0.465$, $F = 4.341$, $P = 0.0917$) y nitrato ($R^2 = 0.382$, $F = 3.089$, $P = 0.1392$).

El pH, positivamente con la degradabilidad ($R^2 = 0.346$, $F = 2.644$, $P = 0.1649$).

El carbono orgánico, positivamente con la capacidad de intercambio catiónico ($R^2 = 0.438$, $F = 3.896$, $P = 0.1054$).

El nitrógeno total, positivamente con la capacidad de intercambio catiónico ($R^2 = 0.493$, $F = 4.858$, $P = 0.0787$) y negativamente con la degradabilidad ($R^2 = 0.327$, $F = 2.427$, $P = 0.180$).

El nitrógeno amonio, positivamente con la capacidad de intercambio catiónico ($R^2 = 0.432$, $F = 3.802$, $P = 0.1087$) y negativamente con la degradabilidad ($R^2 = 0.390$, $F = 3.197$, $P = 0.1338$).

El nitrógeno nitrato, positivamente con la capacidad de intercambio catiónico ($R^2 = 0.533$, $F = 5.708$, $P = 0.0625$) y negativamente con la degradabilidad ($R^2 = 0.433$, $F = 3.825$, $P = 0.1079$).

El desprendimiento de CO_2 , negativamente con el pH ($R^2 = 0.445$, $F = 4.009$, $P = 0.1017$) y degradabilidad ($R^2 = 0.454$, $F = 4.152$, $P = 0.0972$) y positivamente con el carbono orgánico ($R^2 = 0.429$, $F = 3.756$, $P = 0.1104$), nitrógeno total ($R^2 = 0.415$, $F = 3.549$, $P = 0.1183$) y amonio ($R^2 = 0.413$, $F = 3.512$, $P = 0.1198$).

Estas relaciones se dan normalmente en los suelos que no han sufrido procesos importantes de degradación. Así, la disminución de la capacidad máxima de retención de agua con el incremento de limos se atribuye a la formación de estructuras poco porosas que dificultan el movimiento del agua en el suelo (Porta *et al.*, 1999), aunque, a veces, los resultados de los análisis no son muy fiables, al reflejar más bien modificaciones introducidas por el tratamiento del suelo en el laboratorio, que las condiciones de campo (Douchaufour, 1987). Lo mismo sucede con el pH, que puede variar entre 0.5 y 1.5 unidades para una misma muestra según el método de medida (Tucker *et al.*, 1987).

El desprendimiento de CO_2 aumenta al incrementar la materia orgánica (Gispert *et al.*, 1988) y con otras condiciones que favorecen el desarrollo de los microorganismos, como capacidad máxima de retención de agua, capacidad de intercambio catiónico, carbono orgánico, nitrógeno total y amonio.

La capacidad de intercambio catiónico se relaciona positivamente con el incremento de arcillas, como indican, entre otros Greenhill & Poverill (1977), y el descenso del pH cuando aumenta el porcentaje de arcillas se debe a la disociación de grupos hidroxilo que pueden aparecer en las arcillas o en los fenoles y ácidos carboxílicos propios de la materia orgánica del suelo, lo que genera una carga eléctrica negativa variable en los coloides arcillanos y en las partículas de humus de la matriz del suelo (Bache, 1976). En este sentido, Giesler *et al.* (1998) encontraron que cuando aumenta el contenido de nitrógeno total, amonio y nitrato del suelo, el pH disminuye y la capacidad de intercambio catiónico se incrementa.

Todas estas relaciones dependen, en cierta manera de la estructura del suelo que, a su vez, se relaciona con el contenido de materia orgánica, textura, cambios estacionales de humedad y temperatura, plantas, animales y microorganismos edáficos que también se relacionan con la fertilidad y pH del suelo.

Estas relaciones son tan complejas que su discusión excede los límites de esta tesis y por eso, solo se indican algunas, para señalar que el suelo donde se hizo mantiene un conjunto de relaciones normales entre las variables edáficas, sin perder de vista que afirmar, por características generales, que un suelo mantiene buenas condiciones físicas y de producción es por lo menos, dudoso (Letey, 1985).

En la Fig. 65 (pág. 159) se muestran globalmente los distintos valores de los factores edáficos estudiados. Observando la forma de los polígonos, se aprecia una gran diferencia entre los suelos de los 6 arbustos y el control, lo que refleja las modificaciones inducidas por las plantas.

Las diferencias más notorias se dan en la capacidad máxima de retención de agua, carbono orgánico, nitrógeno total, nitrógeno amonio y desprendimiento de CO₂, cuyos valores son mucho menores en el suelo control. Igualmente el porcentaje de limos y la capacidad de descomposición o degradabilidad son mucho mayores en el suelo sin arbustos.

También se ve cierta disimilitud entre los suelos de las leguminosas y el de la cistácea, principalmente por el menor contenido en nitrógeno nitrato del suelo de la jara.

Asimismo, con respecto a los suelos de los arbustos, llama la atención los contenidos escasos de carbono orgánico, nitrógeno total y nitrógeno amonio del suelo de *Cytisus scoparius*, menores incluso que los del suelo de la jara. *C. scoparius* es capaz de instalarse en suelos más pobres que los demás arbustos, como se ve por el porcentaje de arenas mayor y el de arcillas y limos menor medido en este suelo. La capacidad colonizadora de suelos pobres por *C. scoparius* está reconocida ampliamente, de tal forma que en algunos casos se la considera como una planta invasora (Parker, 1997, Bellingham, 1998, Peterson & Prasad, 1998, Diquelou & Roze, 1999, Fogarty & Facelli, 1999, Redmon *et al.*, 2000, Downey & Brown, 2000).

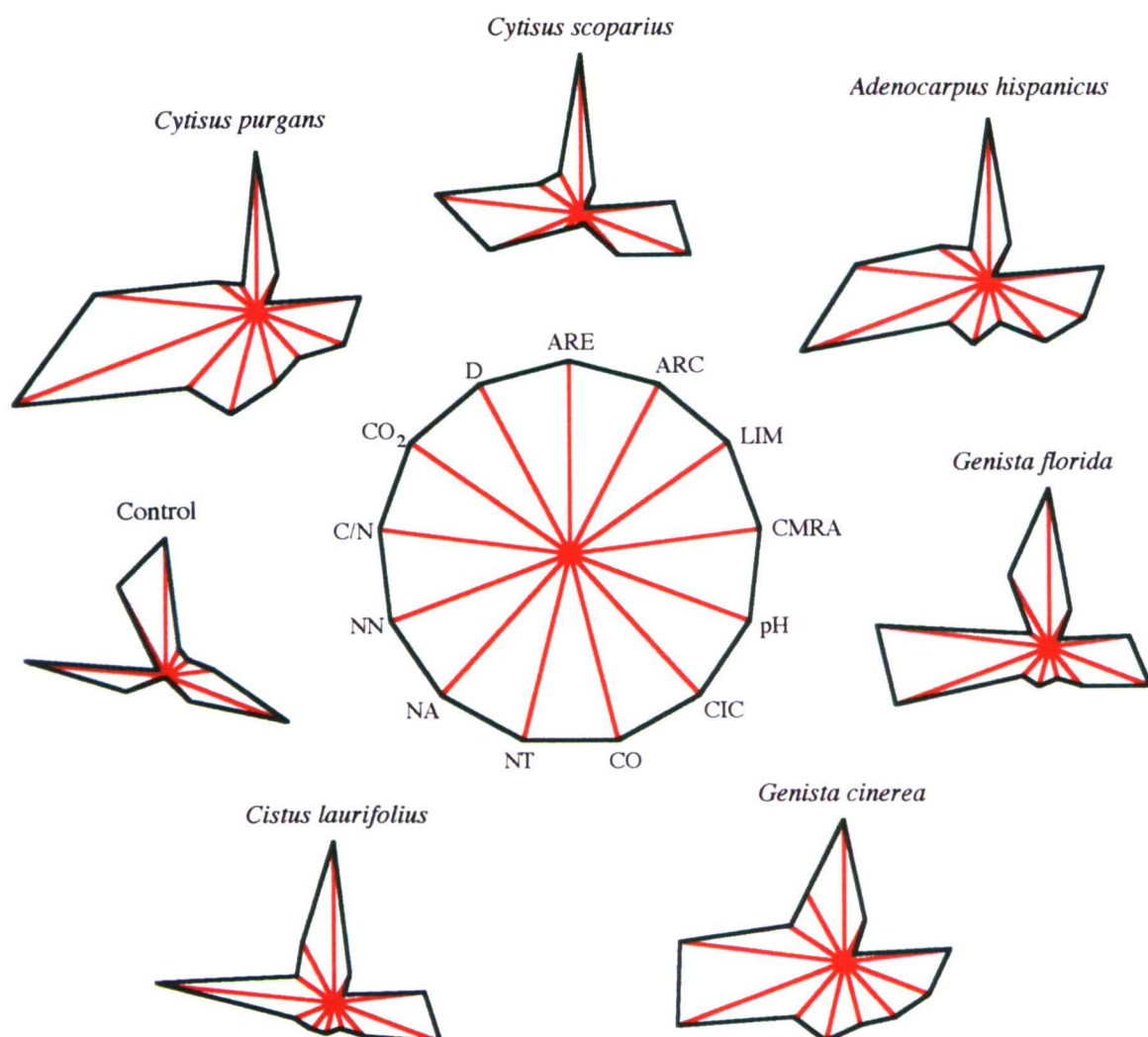


Fig. 65. Factores edáficos de los suelos de los 6 arbustos y de un suelo control.

ARE = Arenas (%), ARC = arcillas (%), LIM = Limos (%),
 CMRA = capacidad máxima de retención de agua (ml/g), pH = acidez (unidades de pH),
 CIC = capacidad de intercambio catiónico (cmol_c/kg), CO = carbono orgánico (%),
 NT = nitrógeno total (%), NA = nitrógeno amonio (ppm), NN = nitrógeno nitrato (ppm),
 C/N = carbono orgánico (%) / nitrógeno total (%), D = degradabilidad (año^{-1}) y
 CO₂ = desprendimiento de CO₂ (mg CO₂/20 g).

Cambios provocados por las plantas en la distribución horizontal y vertical del carbono orgánico y del nitrógeno total del suelo

El carbono orgánico y el nitrógeno total son dos factores apropiados para explicar la cantidad y calidad de la materia orgánica presente en el sustrato. Además indican unas determinadas propiedades edáficas y reflejan la actividad descomponedora de los microorganismos, ya que normalmente la relación C/N suele disminuir según aumenta la actividad biológica (Velasco & Lozano, 1979, Adams & Attiwill, 1982, Danière *et al.*, 1986).

El carbono orgánico en la mayor parte de los suelos disminuye con la profundidad (Richter *et al.*, 1973, Maraun & Scheu, 1996, Ross *et al.*, 1996, Pardo *et al.*, 1997, O'Connell, 1997). Igualmente, el nitrógeno se concentra en la parte superior del suelo y aparece un gradiente negativo a lo largo del perfil (West & Klemmedson, 1978, Bauhus, 1996, Buchmann *et al.*, 1996, Ross *et al.*, 1996, Koopmans *et al.*, 1997, O'Connell, 1997). Este gradiente es más pronunciado donde las plantas tienen raíces poco profundas y, menos, en suelos donde gran parte de la biomasa se halla en el sistema radical, como en los dominados por arbustos (West & Klemmedson, 1978). Sin embargo, en suelos turbosos el nitrógeno total aumenta con la profundidad (Davidsson *et al.*, 1997).

Con respecto a la distribución horizontal, hay más cantidad de carbono y nitrógeno en el suelo bajo el dosel de las plantas que lejos de ellas (Bauhus, 1996, Pérez Hernández, 1996, Kleb & Wilson, 1997, Moro *et al.*, 1997, Mummey *et al.*, 1997).

Estos patrones de distribución, debidos, en gran parte, a la influencia de las plantas, son el resultado de la absorción de nutrientes a través de las raíces y su posterior redeposición sobre el suelo como hojarasca (West & Klemmedson, 1978, Kleb & Wilson, 1997).

Como se indica en materiales y métodos, se han analizado las cantidades de carbono orgánico y nitrógeno total a tres distancias del tronco de los arbustos, que denominamos base, lo más cerca posible del tronco, dosel, debajo de la copa, y fuera, a un metro aproximadamente de la copa. En cada punto se tomaron muestras en superficie (0-10 cm) y a profundidades de 10-20 y 20-30 cm.

Carbono orgánico

El carbono orgánico fácilmente oxidable (Tab. 51, pág. 161, Figs. 66 y 67, págs. 163 a 165, Apéndice 17, pág. 257) mostró una tendencia general de incremento en la capa superficial de todos los suelos. Sin embargo, no hubo una orientación tan clara en la distribución horizontal, aunque en los suelos de *C. scoparius*, *A. hispanicus* y *C. laurifolius*, la concentración de carbono bajo el dosel es mayor que en la base del tronco y fuera del dosel.

El porcentaje de carbono orgánico máximo se encontró en los 10 cm primeros del suelo bajo el dosel de *A. hispanicus*, mientras que el mínimo, a 20-30 cm de profundidad, debajo del dosel de *G. florida*.

En todos los suelos, el porcentaje de carbono orgánico fue mayor a 0-10 cm de profundidad.

Con respecto a la distribución horizontal, el contenido de carbono fue más alto en la base del tronco y fuera del dosel de *C. purgans*; en la base y en el dosel de *C. scoparius*; debajo del dosel de *A. hispanicus* y *C. laurifolius* y en la base de *G. florida* y *G. cinerea*.

Tab. 51. Carbono orgánico (%) de los suelos de los 6 arbustos a 3 distancias y 3 profundidades. Se indica la media y el error estándar.

Suelo	Profundidad	Distancia		
		Base	Dosel	Fuera
<i>Cytisus purgans</i>	0-10	2.183	1.583	2.933
		± 0.434	± 0.164	± 1.065
	10-20	1.783	1.433	1.367
		± 0.159	± 0.537	± 0.217
<i>Cytisus scoparius</i>	20-30	1.350	1.567	0.943
		± 0.180	± 0.347	± 0.413
	0-10	1.413	1.793	0.927
		± 0.196	± 0.411	± 0.277
<i>Adenocarpus hispanicus</i>	10-20	0.800	0.767	0.453
		± 0.023	± 0.122	± 0.087
	20-30	0.693	0.673	0.420
		± 0.027	± 0.063	± 0.023
<i>Genista florida</i>	0-10	2.733	3.630	2.883
		± 0.433	± 1.290	± 0.848
	10-20	2.417	2.450	1.717
		± 0.148	± 0.437	± 0.092
<i>Genista cinerea</i>	20-30	1.750	0.983	0.933
		± 0.200	± 0.392	± 0.183
	0-10	1.643	1.047	1.410
		± 0.388	± 0.554	± 0.829
<i>Cistus laurifolius</i>	10-20	0.860	0.300	0.447
		± 0.321	± 0.092	± 0.123
	20-30	0.520	0.267	0.533
		± 0.160	± 0.081	± 0.274
<i>Cistus laurifolius</i>	0-10	3.567	2.667	2.816
		± 0.319	± 0.109	± 0.347
	10-20	1.950	1.983	2.083
		± 0.362	± 0.073	± 0.309
<i>Cistus laurifolius</i>	20-30	1.867	1.900	2.233
		± 0.292	± 0.404	± 0.442
	0-10	1.607	1.950	1.200
		± 0.247	± 0.626	± 0.291
<i>Cistus laurifolius</i>	10-20	0.793	0.887	0.867
		± 0.577	± 0.183	± 0.188
	20-30	0.653	0.720	0.607
		± 0.202	± 0.308	± 0.232

Los análisis de la varianza de dos factores, distancia y profundidad, dieron diferencias significativas solo para la profundidad pero no para la distancia ni para la interacción (Tab. 52, pág. 162). Estos resultados confirman que el contenido de carbono orgánico en los 10 cm primeros de suelo fue significativamente mayor que el de los 20-30 cm en *C. scoparius* y *A. hispanicus* y que el de las profundidades 10-20 y 20-30 cm en *G. florida*, *G. cinerea* y *C. laurifolius*. Igualmente, el carbono a 10-20 cm fue significativamente mayor que el de 20-30 cm en *A. hispanicus* (Tab. 51, pág. 161).

Tab. 52. Análisis de la varianza del carbono orgánico de los suelos de los 6 arbustos con 2 factores (distancia y profundidad). Nivel de significación, 0.05%.
A. Diferencias HSD (Tukey) del test Kruskal-Wallis para el factor profundidad.
B, C, D, E. Diferencias LSD (Fisher) para el factor profundidad.
Se indican solo aquellas comparaciones que resultan significativas (* = $P < 0.05$).

	Factor	F/H	P	Diferencias significativas
<i>Cytisus purgans</i>	distancia	0.240	0.7888	no
	profundidad	3.211	0.0642	no
	interacción	1.223	0.3357	no
<i>Cytisus scoparius</i>	distancia	5.962 (H)	0.0507	no
	profundidad	6.693 (H)	0.0352	sf (A)
	interacción	14.126 (H)	0.0786	no
<i>Adenocarpus hispanicus</i>	distancia	1.017	0.3816	no
	profundidad	10.075	0.0012	sf (B)
	interacción	0.744	0.5742	no
<i>Genista florida</i>	distancia	1.761	0.2002	no
	profundidad	5.565	0.0131	sf (C)
	interacción	0.098	0.9818	no
<i>Genista cinerea</i>	distancia	0.603	0.5577	no
	profundidad	10.173	0.0011	sf (D)
	interacción	1.076	0.3974	no
<i>Cistus laurifolius</i>	distancia	0.360	0.7025	no
	profundidad	6.445	0.0077	sf (E)
	interacción	0.263	0.8979	no

A	<i>Cytisus scoparius</i>	
		20-30
	0-10	*

B	<i>Adenocarpus hispanicus</i>		
		0-10	10-20
	20-30	*	*

C	<i>Genista florida</i>		
		10-20	20-30
	0-10	*	*

D	<i>Genista cinerea</i>		
		10-20	20-30
	0-10	*	*

E	<i>Cistus laurifolius</i>		
		10-20	20-30
	0-10	*	*

Se observa, además, una convergencia en el contenido de carbono orgánico desde la superficie hasta la profundidad de 20 cm, en los suelos de *C. purgans*, *C. scoparius*, *G. cinerea* y *C. laurifolius*, y desde los 20 a los 30 cm, en los de *C. scoparius*, *G. florida* y *C. laurifolius*. Igualmente, diverge desde los 20 a los 30 cm, en los suelos de *C. purgans* y *G. cinerea* (Fig. 66, págs. 163 y 164).

En relación a la distribución horizontal, desde la base del tronco al dosel, el porcentaje de carbono orgánico también tiende a converger, en los suelos de *C. purgans*, *G. florida* y *G. cinerea*, y a diverger en los de *C. scoparius*, *A. hispanicus* y *C. laurifolius*. Asimismo, desde el dosel hacia fuera, hay convergencia en los suelos de *C. scoparius*, *A. hispanicus*, *G. cinerea* y *C. laurifolius*, y divergencia en los de *C. purgans* y *G. florida* (Fig. 66, págs. 163 y 164).

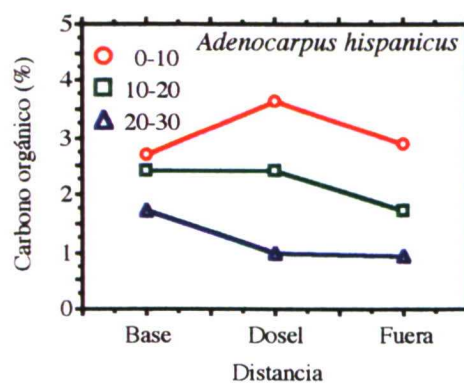
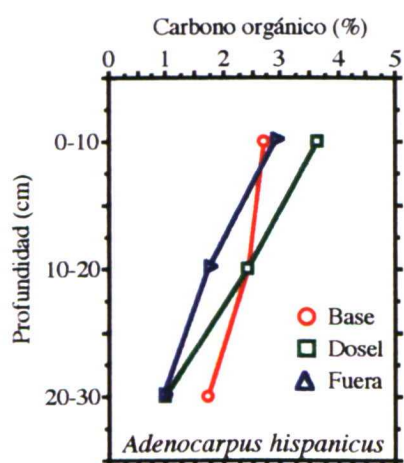
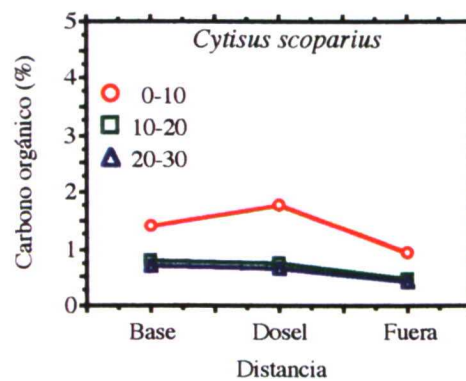
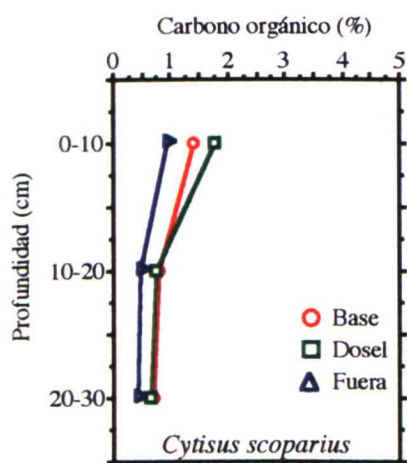
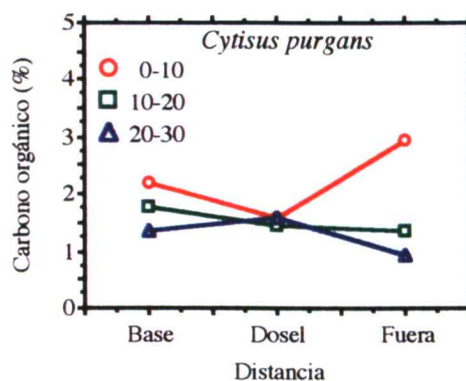
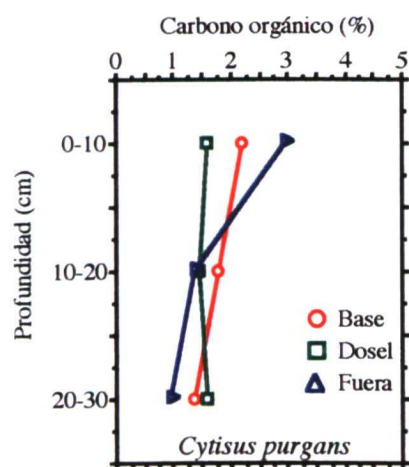


Fig. 66. Distribución del carbono orgánico de los suelos de los 6 arbustos.
En la parte izquierda se sitúa la distribución vertical y en la derecha la horizontal.

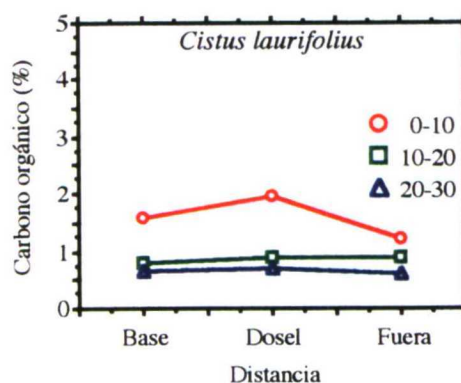
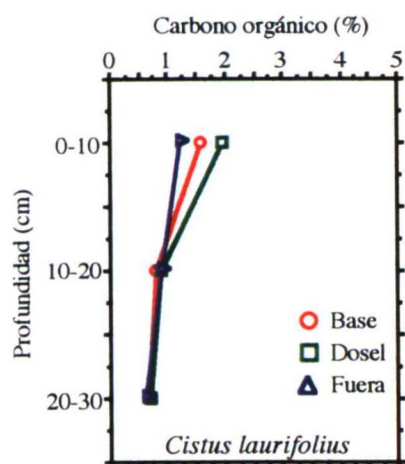
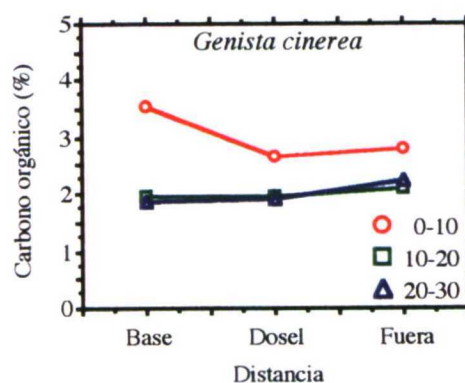
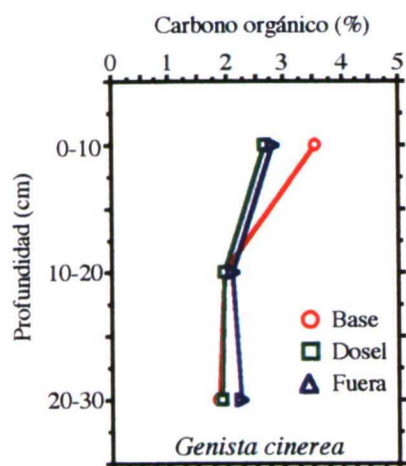
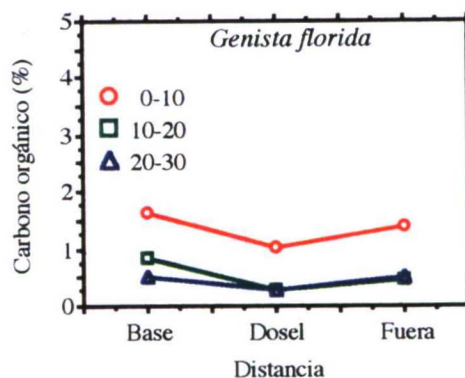
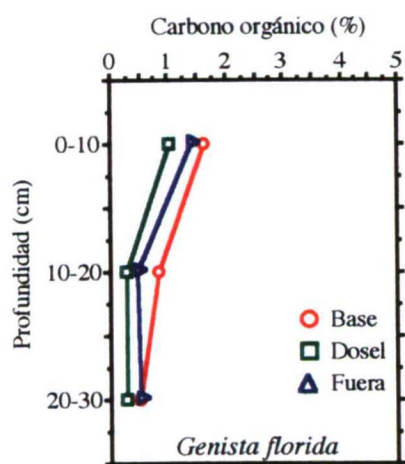


Fig. 66 (continuación).

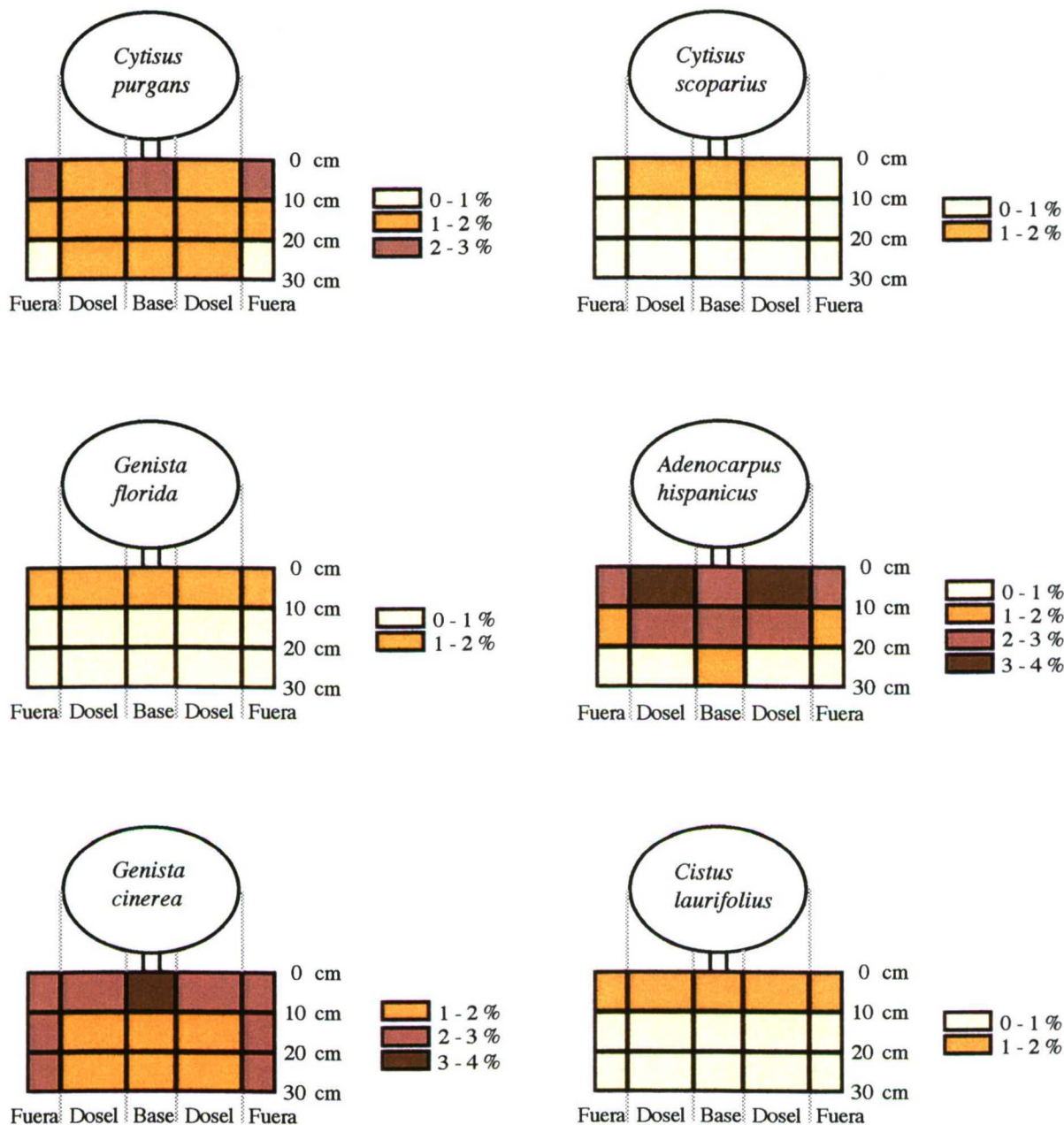


Fig. 67. Distribución horizontal y vertical del carbono orgánico de los suelos de los 6 arbustos.

Los esquemas que representan, por un código de colores, la evolución conjunta de la distribución horizontal y vertical del carbono orgánico de estos suelos (Fig. 67, pág. 165), se pueden separar en dos grupos. Uno, formado por los suelos de *C. scoparius*, *G. florida* y *C. laurifolius*, que se distingue por tener, en general, un contenido de carbono orgánico más bajo, que alcanza el porcentaje mayor en los primeros 10 cm y que se distribuye uniformemente desde los 20 a los 30 cm de profundidad, y otro grupo, con los suelos de *C. purgans*, *A. hispanicus* y *G. cinerea*, con un porcentaje de carbono orgánico más alto, que también presenta la cantidad mayor en la capa superficial del suelo, aunque su distribución global es heterogénea. El contenido diferente de carbono orgánico de estos dos grupos coincide con la capacidad máxima de retención de agua (Fig. 54, pág. 143), más alta en el grupo de suelos con mayor porcentaje de carbono.

La disminución del contenido de carbono orgánico con la profundidad en los suelos de los 6 arbustos coincide con lo encontrado por Richter *et al.* (1973), Llinares (1990), Maraun & Scheu (1996), Ross *et al.* (1996), Pardo *et al.* (1997) y O'Connell (1997), entre otros autores. La distribución horizontal solo presentó una tendencia clara de incremento bajo el dosel, en *C. scoparius*, *A. hispanicus* y *C. laurifolius*. Esta tendencia la han encontrado también otros autores (Llinares, 1990, Pérez Hernández, 1996, Kleb & Wilson, 1997, Moro *et al.*, 1997, Mummey *et al.*, 1997).

Nitrógeno total

El nitrógeno total (Tab. 53, pág. 166, Figs. 68 y 69, págs. 168 a 170, Apéndice 17, pág. 257), como el carbono orgánico, mostró, en general, un incremento en superficie en la mayoría de los suelos. En cambio, la distribución horizontal no presentó una tendencia definida, aunque en los suelos de *C. scoparius* y *A. hispanicus*, la concentración de nitrógeno del dosel es mayor que la de la base del tronco y fuera del dosel.

El porcentaje de nitrógeno total máximo se encontró en los 10 cm primeros bajo el dosel de *A. hispanicus*, mientras que el mínimo a 10-20 cm de profundidad debajo del dosel de *G. florida*.

Tab. 53. Nitrógeno total (%) de los suelos de los 6 arbustos a 3 distancias y 3 profundidades. Se indica la media y el error estándar.

Suelo	Profundidad	Distancia		
		Base	Dosel	Fuera
<i>Cytisus purgans</i>	0-10	0.382	0.331	0.360
		± 0.013	± 0.013	± 0.008
	10-20	0.298	0.243	0.217
		± 0.021	± 0.074	± 0.026
	20-30	0.317	0.364	0.181
		± 0.033	± 0.072	± 0.094
<i>Cytisus scoparius</i>	0-10	0.177	0.266	0.177
		± 0.037	± 0.097	± 0.046
	10-20	0.077	0.113	0.074
		± 0.013	± 0.020	± 0.019
	20-30	0.087	0.107	0.090
		± 0.018	± 0.022	± 0.012
<i>Adenocarpus hispanicus</i>	0-10	0.340	0.469	0.447
		± 0.045	± 0.145	± 0.091
	10-20	0.230	0.271	0.251
		± 0.005	± 0.025	± 0.018
	20-30	0.187	0.173	0.174
		± 0.023	± 0.021	± 0.036
<i>Genista florida</i>	0-10	0.223	0.153	0.249
		± 0.039	± 0.104	± 0.127
	10-20	0.118	0.054	0.100
		± 0.043	± 0.020	± 0.031
	20-30	0.078	0.087	0.096
		± 0.022	± 0.022	± 0.037
<i>Genista cinerea</i>	0-10	0.434	0.372	0.399
		± 0.060	± 0.016	± 0.036
	10-20	0.265	0.314	0.348
		± 0.027	± 0.036	± 0.026
	20-30	0.247	0.325	0.280
		± 0.021	± 0.021	± 0.021
<i>Cistus laurifolius</i>	0-10	0.160	0.206	0.232
		± 0.041	± 0.056	± 0.066
	10-20	0.077	0.093	0.162
		± 0.038	± 0.016	± 0.055
	20-30	0.063	0.086	0.122
		± 0.036	± 0.044	± 0.053

El contenido de nitrógeno fue mayor en superficie (0-10 cm) que en las otras profundidades en todos los suelos, excepto en el de *C. purgans*.

Al considerar la distribución horizontal, se observa que la cantidad de nitrógeno fue mayor en la base y bajo el dosel de *C. purgans* y *A. hispanicus*; debajo del dosel de *C. scoparius*; en la base, bajo el dosel y fuera de los suelos de *G. florida* y *G. cinerea* y fuera del suelo de *C. laurifolius*.

Los análisis de la varianza realizados para comparar las concentraciones de nitrógeno total de los suelos de cada uno de los 6 arbustos, indican que solo existen diferencias significativas para la profundidad pero no para la distancia ni para la interacción (Tab. 54, pág. 167). Estos resultados corroboran que el nitrógeno total registrado en los primeros 10 cm de profundidad fue significativamente mayor que el de las profundidades 10-20 y 20-30 cm en *C. scoparius*, *A. hispanicus*, *G. florida*, *G. cinerea* y *C. laurifolius* (Tab. 53, pág. 166).

Tab. 54. Análisis de la varianza del nitrógeno total de los suelos de los 6 arbustos con 2 factores (distancia y profundidad). Nivel de significación, 0.05%. A, B, C, D, E. Diferencias LSD (Fisher) para el factor profundidad. Se indican solo aquellas comparaciones que resultan significativas (* = $P < 0.05$).

	Factor	F	P	Diferencias significativas
<i>Cytisus purgans</i>	distancia	1.615	0.2264	no
	profundidad	2.687	0.0952	no
	interacción	0.979	0.4433	no
<i>Cytisus scoparius</i>	distancia	1.235	0.3143	no
	profundidad	7.903	0.0034	sí (A)
	interacción	0.093	0.9834	no
<i>Adenocarpus hispanicus</i>	distancia	0.494	0.6181	no
	profundidad	15.658	0.0001	sí (B)
	interacción	0.382	0.8184	no
<i>Genista florida</i>	distancia	0.578	0.5713	no
	profundidad	3.759	0.0432	sí (C)
	interacción	0.193	0.9387	no
<i>Genista cinerea</i>	distancia	0.589	0.5651	no
	profundidad	11.272	0.0007	sí (D)
	interacción	1.764	0.1800	no
<i>Cistus laurifolius</i>	distancia	1.770	0.1988	no
	profundidad	4.529	0.0255	sí (E)
	interacción	0.069	0.9904	no

A

<i>Cytisus scoparius</i>		
	10-20	20-30
0-10	*	*

B

<i>Adenocarpus hispanicus</i>		
	10-20	20-30
0-10	*	*

C

<i>Genista florida</i>		
	10-20	20-30
0-10	*	*

D

<i>Genista cinerea</i>		
	10-20	20-30
0-10	*	*

E

<i>Cistus laurifolius</i>		
	10-20	20-30
0-10	*	*

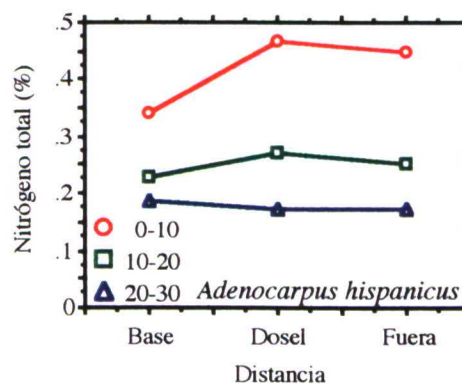
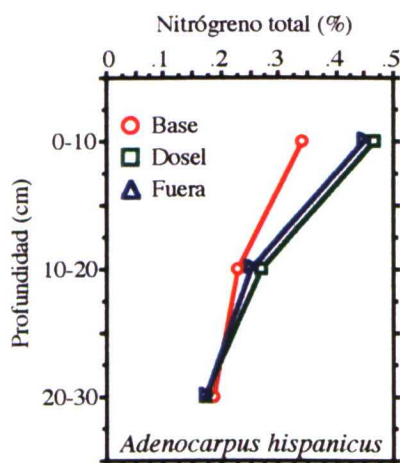
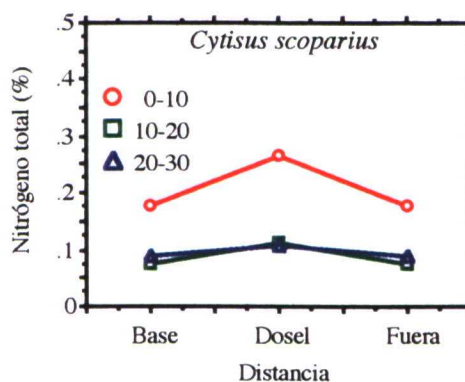
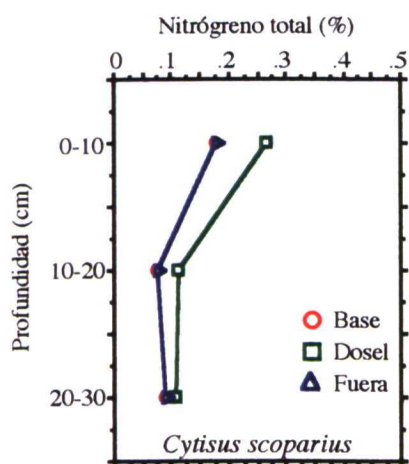
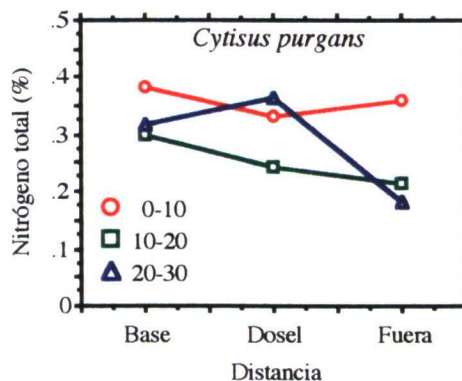
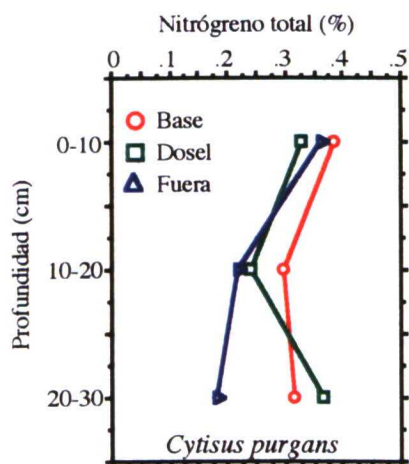


Fig. 68. Distribución del nitrógeno total de los suelos de los 6 arbustos.
En la parte izquierda se sitúa la distribución vertical y en la derecha la horizontal.

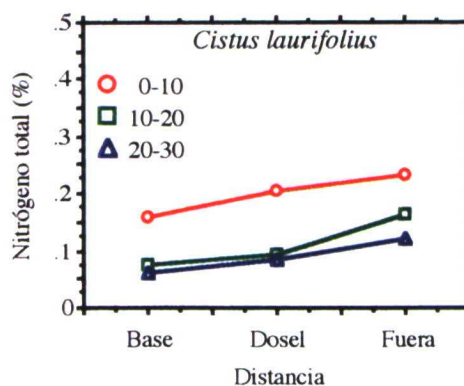
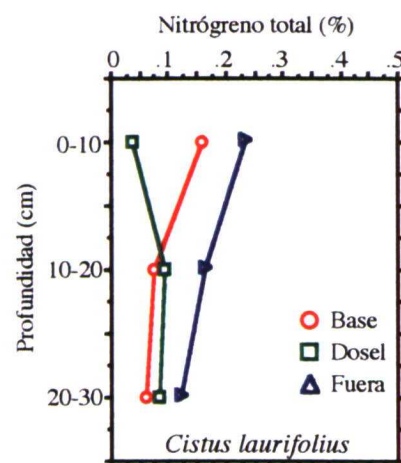
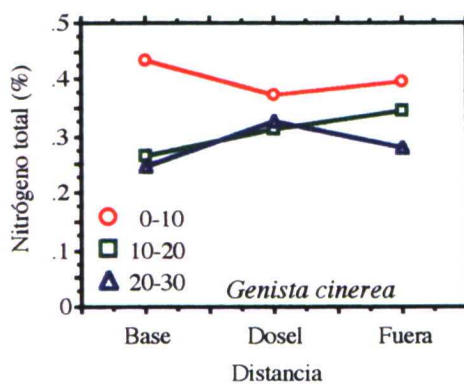
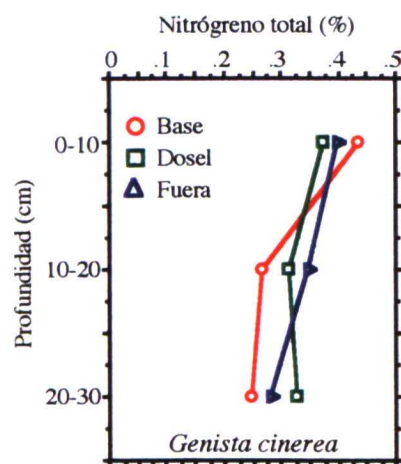
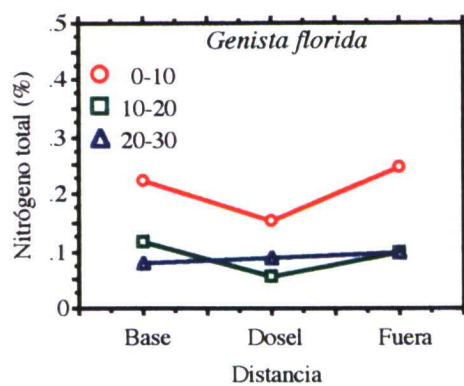
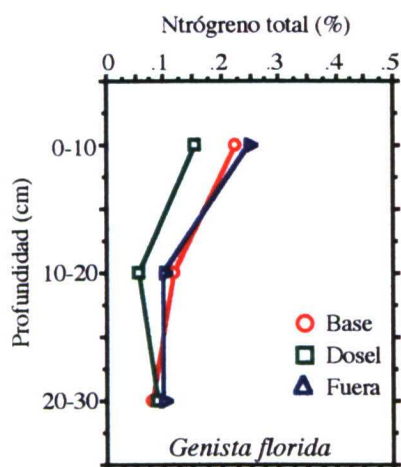


Fig. 68 (continuación).

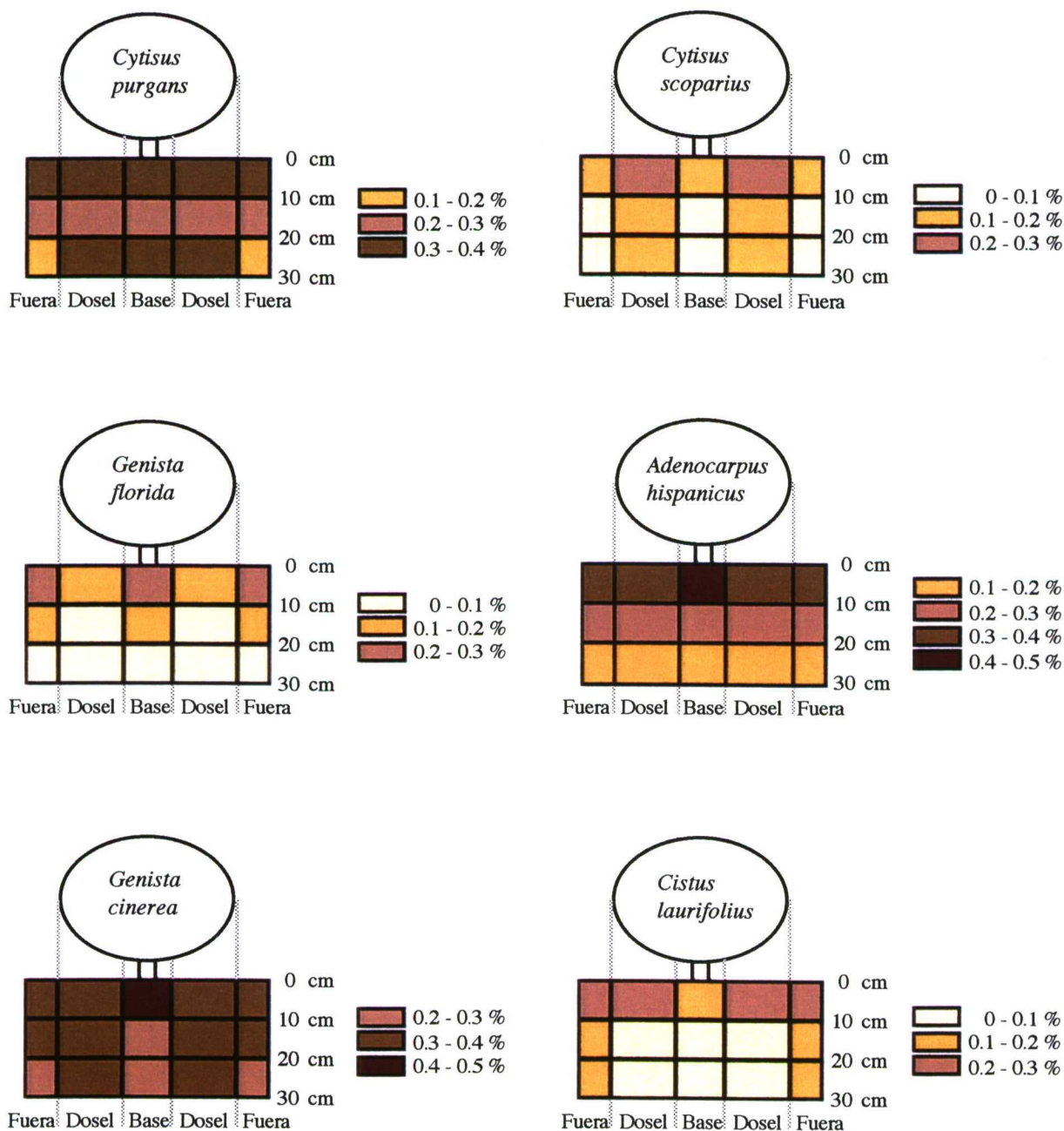


Fig. 69. Distribución horizontal y vertical del nitrógeno total de los suelos de los 6 arbustos.

El gradiente vertical de nitrógeno a 30 cm de profundidad, muestra una tendencia a converger, en los suelos de *C. scoparius*, *A. hispanicus*, *G. florida* y *C. laurifolius*, y a diverger en los de *C. purgans* y *G. cinerea* (Fig. 68, págs. 168 y 169).

En superficie, desde la base al dosel, el porcentaje de nitrógeno total también tiende a converger en los suelos de *G. florida* y *G. cinerea*, y a diverger en los de *C. scoparius*, *A. hispanicus* y *C. laurifolius*. Asimismo, desde el dosel hacia fuera, hay convergencia en los suelos de *C. scoparius*, *A. hispanicus* y *C. laurifolius* y divergencia en los de *C. purgans*, *G. florida* y *G. cinerea* (Fig. 68, págs. 168 y 169).

La distribución horizontal y vertical conjunta del nitrógeno de estos suelos (Fig. 69, pág. 170), muestra los mismos grupos de especies que la del carbono orgánico, pero las tendencias de distribución no son iguales. Los suelos de *C. scoparius*, *G. florida* y *C. laurifolius* se distinguen por tener, en general, un contenido de nitrógeno menor, que alcanza la cantidad mayor en los primeros 10 cm y que no se distribuye de forma uniforme en el suelo. Los suelos de *C. purgans*, *A. hispanicus* y *G. cinerea*, con un porcentaje de nitrógeno total más alto, también presentan el contenido mayor en superficie y tampoco se distribuye homogéneamente. Al igual que en el carbono orgánico, la capacidad máxima de retención de agua es más baja en el grupo que tiene el contenido de nitrógeno total menor, y viceversa.

La disminución del nitrógeno total con la profundidad está de acuerdo con lo observado por West & Klemmedson (1978), Llinares (1990), Bauhus (1996), Buchmann *et al.* (1996), Ross *et al.* (1996), Koopmans *et al.* (1997) y O'Connell (1997), entre otros investigadores. En cambio, en la distribución horizontal, solamente los suelos de *C. scoparius* y *A. hispanicus* presentaron un contenido de nitrógeno total mayor bajo el dosel, tal como encontraron Bauhus (1996), Pérez Hernández (1996), Kleb & Wilson (1997), Moro *et al.* (1997) y Mummey *et al.* (1997), en otras especies.

Relación C/N

La relación C/N (Tab. 55, pág. 172, Figs. 70 y 71, págs. 174 a 176, Apéndice 17, pág. 257) no mostró una tendencia general clara ni en la distribución horizontal ni en la vertical.

La relación C/N máxima se encontró en el suelo de *C. laurifolius*, en la base del tronco y en la profundidad 20-30 cm, mientras que la mínima en el de *G. florida*, a 20-30 cm bajo el dosel.

En el gradiente vertical, la relación C/N mayor se encontró entre 0-10 y 10-20 cm en los suelos de *C. purgans* y *C. scoparius*; a 10-20 cm en el suelo de *A. hispanicus*; en los primeros 10 cm en el suelo de *G. florida*; a 0-10 y 20-30 cm en el suelo de *G. cinerea* y a 20-30 cm en el suelo de *C. laurifolius*.

Con respecto a la distribución horizontal, la relación C/N fue mayor fuera del dosel de *C. purgans*; en la base del tronco de *C. scoparius*, *A. hispanicus* y *C. laurifolius*; en la base del tronco y bajo el dosel de *G. florida*, y en la base del tronco y fuera del suelo de *G. cinerea*.

Los anovas solo indican diferencias significativas para la profundidad y la distancia pero no en la interacción (Tab. 56, pág. 173). Estos resultados ratifican que la relación C/N observada fuera del arbusto fue significativamente mayor que las de la base y el dosel, en el suelo de *C. purgans*; la C/N de la base del tronco fue mayor que la de fuera en el suelo de *C. scoparius*; la C/N de la base del tronco fue mayor que las del dosel y fuera en el suelo de *A. hispanicus*, y la C/N de fuera del arbusto fue menor que las de la base y el dosel en el suelo de *C. laurifolius*. Igualmente, con respecto a las profundidades, en el suelo de *A. hispanicus*, la relación C/N a 10-20 cm fue significativamente mayor que la de 20-30 cm (Tab. 55, pág. 172).

Tab. 55. Relación C/N de los suelos de los 6 arbustos a 3 distancias y 3 profundidades. Se indica la media y el error estándar.

Suelo	Profundidad	Distancia		
		Base	Dosel	Fuera
<i>Cytisus purgans</i>	0-10	5.655	4.814	7.728
		± 0.919	± 0.566	± 1.279
	10-20	6.023	5.656	6.389
		± 0.567	± 0.942	± 0.974
<i>Cytisus scoparius</i>	20-30	4.255	4.324	7.441
		± 0.291	± 0.474	± 2.297
	0-10	8.379	8.197	5.277
		± 1.035	± 1.988	± 0.646
<i>Adenocarpus hispanicus</i>	10-20	11.097	6.927	6.444
		± 2.147	± 0.544	± 0.669
	20-30	8.609	6.823	4.879
		± 1.618	± 1.517	± 0.807
<i>Genista florida</i>	0-10	8.006	7.612	6.127
		± 0.323	± 0.425	± 0.890
	10-20	10.510	8.994	6.873
		± 0.773	± 1.336	± 0.426
<i>Genista cinerea</i>	20-30	9.459	5.328	5.599
		± 0.940	± 1.603	± 0.931
	0-10	7.199	9.080	5.382
		± 0.802	± 2.962	± 0.560
<i>Cistus laurifolius</i>	10-20	7.189	5.768	4.620
		± 0.275	± 1.069	± 0.285
	20-30	6.516	3.160	4.913
		± 0.895	± 0.921	± 0.811
<i>Cistus laurifolius</i>	0-10	8.415	7.218	7.111
		± 0.991	± 0.577	± 0.864
	10-20	7.631	6.449	5.938
		± 1.999	± 0.609	± 0.561
<i>Cistus laurifolius</i>	20-30	7.554	5.739	7.873
		± 0.860	± 0.975	± 1.048
<i>Cistus laurifolius</i>	0-10	10.915	9.266	5.292
		± 1.809	± 0.576	± 0.237
	10-20	11.318	9.420	5.759
		± 1.659	± 1.195	± 0.626
<i>Cistus laurifolius</i>	20-30	18.220	9.554	5.716
		± 7.764	± 1.322	± 0.952

Desde la superficie hasta la profundidad de 20 cm, se observa una convergencia en los valores de la relación C/N en el suelo de *C. purgans* y una divergencia, en el de *A. hispanicus*. Asimismo, desde los 20 a los 30 cm de profundidad, la relación C/N diverge en los suelos de *C. purgans* y *C. laurifolius* (Fig. 70, págs. 174 y 175).

Desde la base hacia el dosel, la C/N también tiende a converger en los suelos de *C. purgans* y *C. laurifolius* y a diverger, en los de *G. florida* y *G. cinerea*. Igualmente, desde el dosel hacia fuera, hay convergencia en los suelos de *A. hispanicus* y *G. florida* y divergencia en el suelo de *C. laurifolius* (Fig. 70, págs. 174 y 175).

En la distribución horizontal y vertical conjunta de la relación C/N de estos suelos (Fig. 71, pág. 176) se distinguen dos grupos. Uno, con los suelos de *C. purgans*, *G. florida* y *G. cinerea*, que tienen, en general, un cociente C/N menor, que solo se distribuye uniformemente en el suelo de *G. cinerea*, y otro, con los de *C. scoparius*, *A. hispanicus* y *C. laurifolius*, con una relación C/N más alta, que tampoco se distribuye homogéneamente en el suelo y que presentan el cociente mayor en la base del tronco.

Tab. 56. Análisis de la varianza de la relación C/N de los suelos de los 6 arbustos con 2 factores (distancia y profundidad). Nivel de significación, 0.05%.
A, B, C₁, D. Diferencias LSD (Fisher) para el factor distancia.
C₂. Diferencias LSD (Fisher) para el factor profundidad.
Se indican solamente aquellas comparaciones que resultan significativas (* = P < 0.05).

	Factor	F	P	Diferencias significativas
<i>Cytisus purgans</i>	distancia	3.874	0.0399	sí (A)
	profundidad	0.702	0.5088	no
	interacción	0.584	0.6784	no
<i>Cytisus scoparius</i>	distancia	6.055	0.0097	sí (B)
	profundidad	0.810	0.4605	no
	interacción	0.562	0.6928	no
<i>Adenocarpus hispanicus</i>	distancia	8.581	0.0024	sí (C ₁)
	profundidad	3.757	0.0433	sí (C ₂)
	interacción	1.211	0.3406	no
<i>Genista florida</i>	distancia	2.020	0.1616	no
	profundidad	2.836	0.0850	no
	interacción	1.654	0.2043	no
<i>Genista cinerea</i>	distancia	1.407	0.2706	no
	profundidad	0.592	0.5633	no
	interacción	0.516	0.7247	no
<i>Cistus laurifolius</i>	distancia	13.098	0.0003	sí (D)
	profundidad	0.481	0.6260	no
	interacción	0.358	0.8353	no

A	<i>Cytisus purgans</i>		
		Base	Dosel
	Fuera	*	*

B	<i>Cytisus scoparius</i>	
		Fuera
	Base	*

C ₁	<i>Adenocarpus hispanicus</i>		
		Dosel	Fuera
	Base	*	*

C ₂	<i>Adenocarpus hispanicus</i>	
		20-30
	10-20	*

D	<i>Cistus laurifolius</i>		
		Base	Dosel
	Fuera	*	*

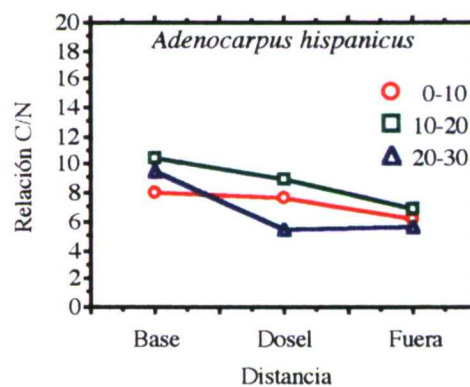
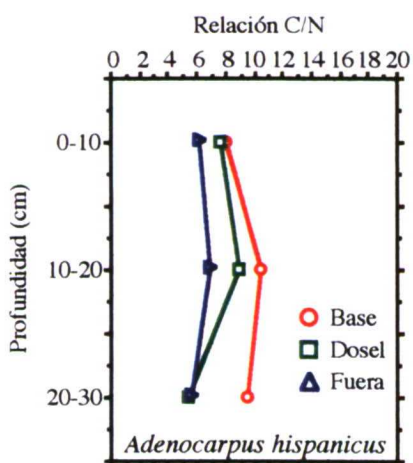
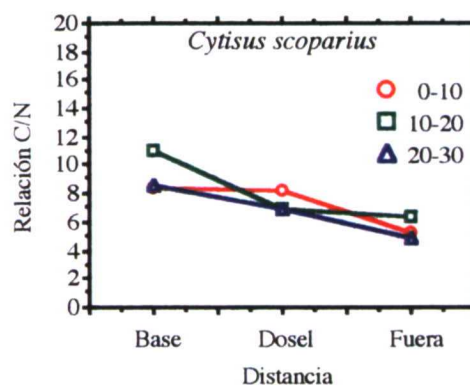
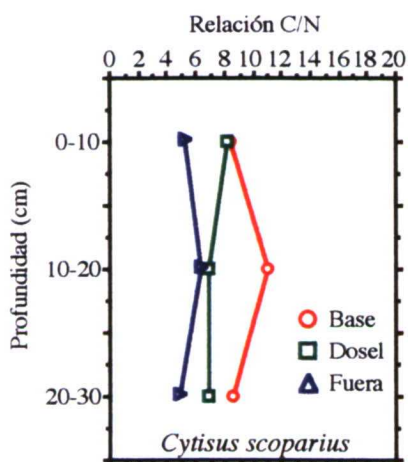
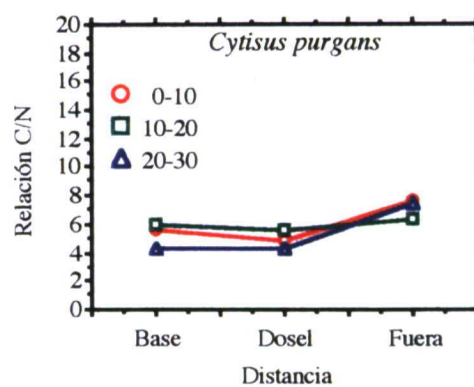
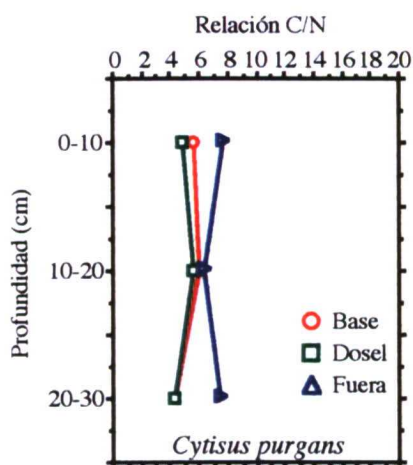


Fig. 70. Distribución de la relación C/N de los suelos de los 6 arbustos.
En la parte izquierda se sitúa la distribución vertical y en la derecha la horizontal.

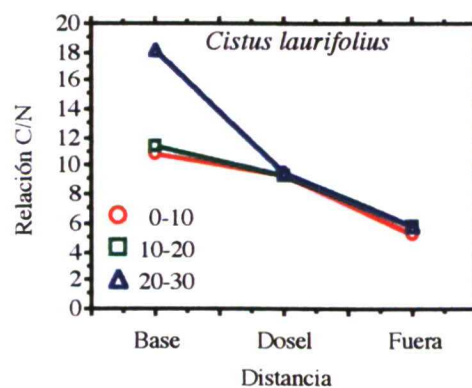
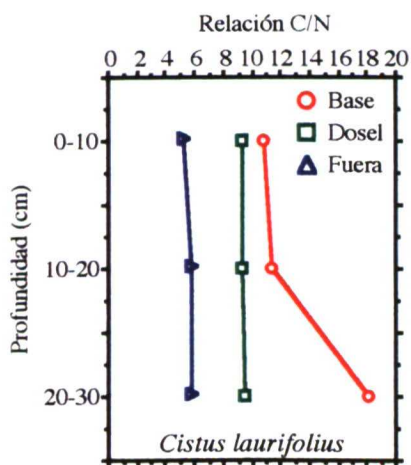
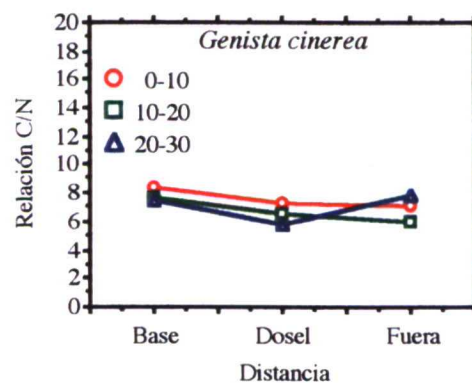
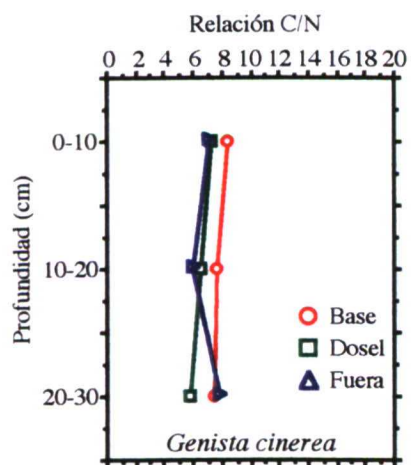
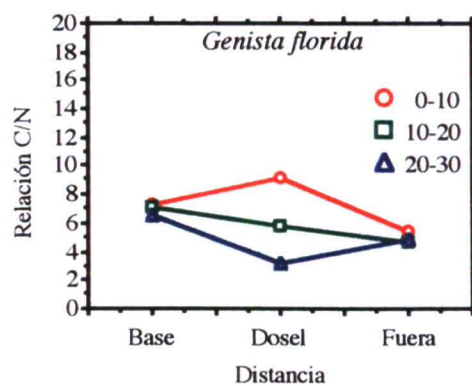
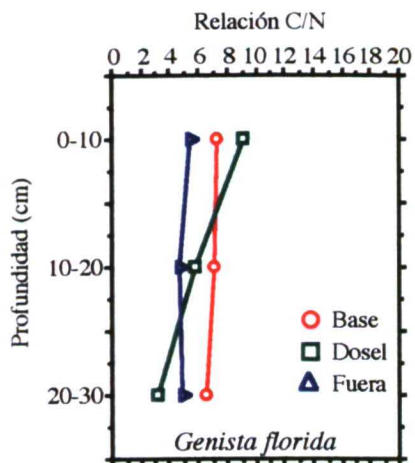


Fig. 70 (continuación).

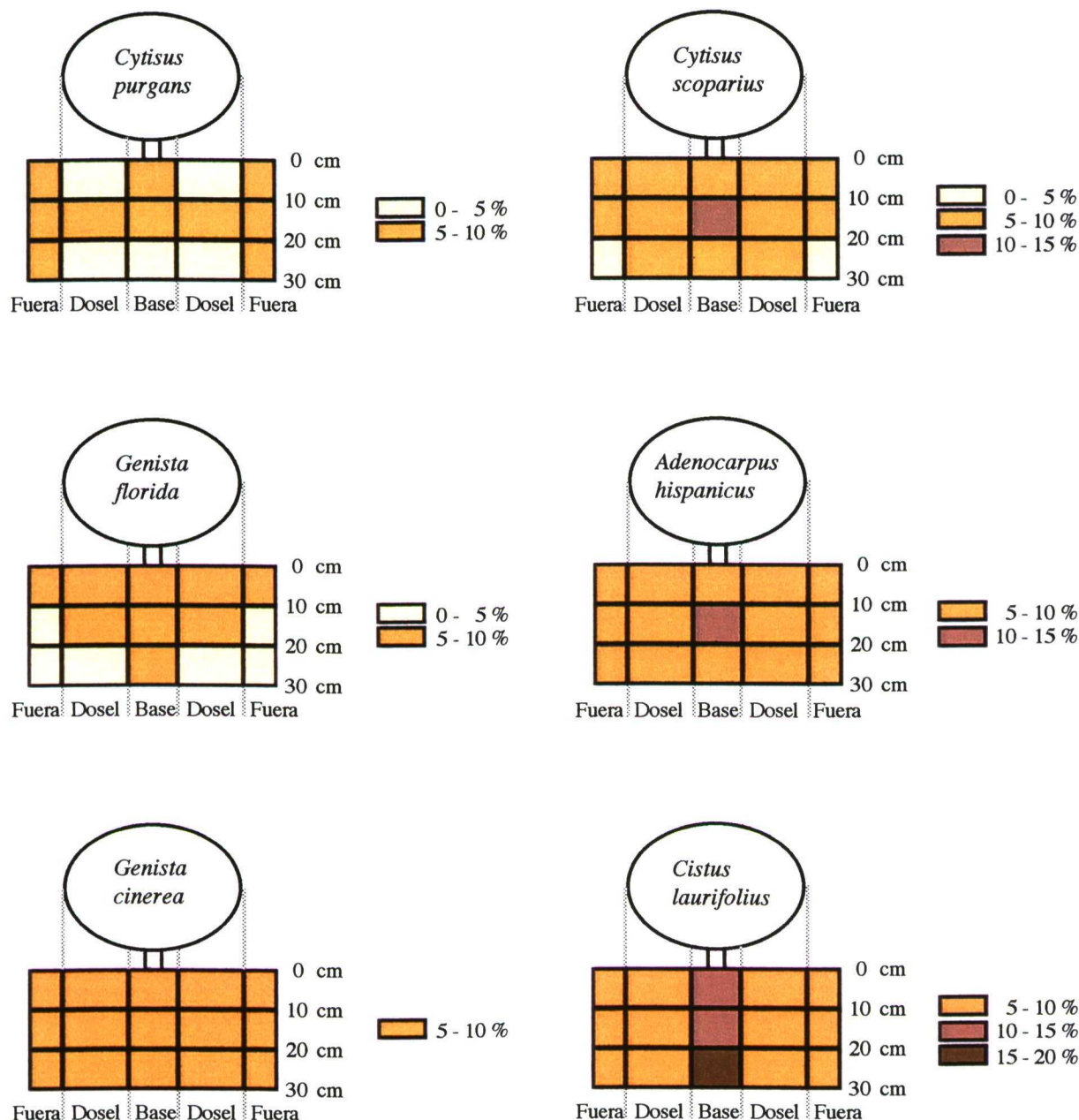


Fig. 71. Distribución horizontal y vertical de la relación C/N de los suelos de los 6 arbustos.

La distribución horizontal y vertical del carbono y nitrógeno se debe a numerosas causas, fundamentalmente, al desfronde y descomposición de la hojarasca y al nitrógeno de las partes aéreas de la planta lavado por el agua de lluvia, que incrementan la materia orgánica del suelo y la microflora edáfica y estimulan la mineralización (West & Klemmedson, 1978, Llinares, 1990, Bauhus, 1996, Pérez Hernández, 1996, Kleb & Wilson, 1997, Moro *et al.*, 1997, Mummey *et al.*, 1997), sobre todo en plantas fijadoras de nitrógeno (Bermúdez de Castro & Gutiérrez Mañero, 1985, Llinares, 1990, Pérez Hernández, 1996). También influyen las variables físicas, químicas y biológicas del suelo, la topografía del terreno, pendiente y orientación que proporcionan situaciones de solana y umbría, y otros muchos factores externos al sistema suelo-planta como, por ejemplo, las excretas de animales quienes, además, pueden excavar galerías horizontales y verticales y remover el terreno.

Con respecto a la relación C/N, su distribución vertical y horizontal es consecuencia de las del carbono orgánico y nitrógeno total. Así, en los suelos de la mayoría de los arbustos, la relación C/N mayor se halla en la base del tronco, tal como encontró Llinares (1990) en el suelo de *Elaeagnus angustifolia* como resultado de una actividad biológica mayor con respecto al metabolismo del nitrógeno, sobre todo a nivel de desnitrificación total.

7- DISCUSIÓN GENERAL

En los capítulos anteriores se han discutido los resultados obtenidos en cada caso. Ahora, de manera breve, se pretende relacionar dichos aspectos parciales para lograr una visión global de las interacciones arbusto-suelo y de la función que desempeñan en la ladera estudiada de la Sierra de Guadarrama.

En la Sierra de Guadarrama se encuentran comunidades vegetales de gran interés ecológico, paisajístico y económico, formadas por piornales, que son el resultado de las condiciones climáticas y de los usos tradicionales del suelo mantenidos durante décadas. Así, el dominio climático de *Quercus pyrenaica* se ha ido degradando y repoblando con *Pinus sylvestris*, que ha favorecido la colonización de arbustos como *Genista florida*, *Cytisus scoparius*, *Adenocarpus hispanicus*, *Cytisus purgans*, *Genista cinerea* y *Cistus laurifolius*, que se encontraban relegados a los bordes y claros del robledal (Costa, 1974, Izco, 1984, Rivas-Martínez & Cantó, 1987). La presencia de estos arbustos en las laderas degradadas de la sierra, lejos de suponer un factor negativo, actúan como una barrera contra la erosión, amortiguan las condiciones ambientales extremas y aumentan la fertilidad del suelo, a través de su hojarasca (Byard et al., 1996).

Al relacionar el desfronde medido (Capítulo 5, pág. 73), las cantidades de carbono liberado por la hojarasca (Capítulo 5, págs. 82 y 84) y la cobertura media de las plantas en la ladera (Capítulo 2, pág. 37), se estima que los arbustos introducen en el suelo 837.0 kg/ha.año de carbono orgánico, repartidas de la siguiente manera: 366.66 a través de *C. purgans*, 26.47 por *C. scoparius*, 37.78 por *A. hispanicus*, 236.05 por *G. florida*, 70.72 por *G. cinerea* y 99.32 por *C. laurifolius*.

Los cálculos del ingreso de nitrógeno total indican entradas de 72.25 kg/ha.año: 35.94 a través de *C. purgans*, 2.69 por *C. scoparius*, 4.0 por *A. hispanicus*, 20.81 por *G. florida*, 5.33 por *G. cinerea* y 3.48 por *C. laurifolius*. Los diagramas de la pág. 179 (Figs. 72 y 73) resumen estos cálculos. Se confirma, una vez más, la importancia de los desfrondes y de la descomposición de la hojarasca para mantener la fertilidad de los suelos. Esta entrada de nitrógeno total es superior a la hallada por Oliver et al. (2001) en gramíneas, 3.05 kg/ha.año, y en tréboles, 0.11 kg/ha.año, de pastizales oligotróficos mediterráneos de Madrid.

Estos cálculos subestiman el potencial de entrada de carbono y nitrógeno, ya que no se tiene en cuenta la hojarasca que el viento y las aguas de arroyada llevan fuera de la ladera ni el lavado de nutrientes que, en ocasiones, son importantes (Quintero & Ataroff, 1998). Al considerar estas pérdidas se aprecia aún más la importancia de una cobertura arbustiva elevada, ya que no solo produce más hojarasca, sino que hace de barrera física amortiguando los efectos negativos del viento y regulando el régimen hídrico, tanto para mantener la hojarasca *in situ*, como para impedir la erosión. Además, la capa de hojarasca permanecería más tiempo cubriendo el suelo y se potenciaría el efecto "mulching" que controla eficazmente las pérdidas de humedad por evaporación y consigue una temperatura más uniforme (Buckman & Brady, 1977).

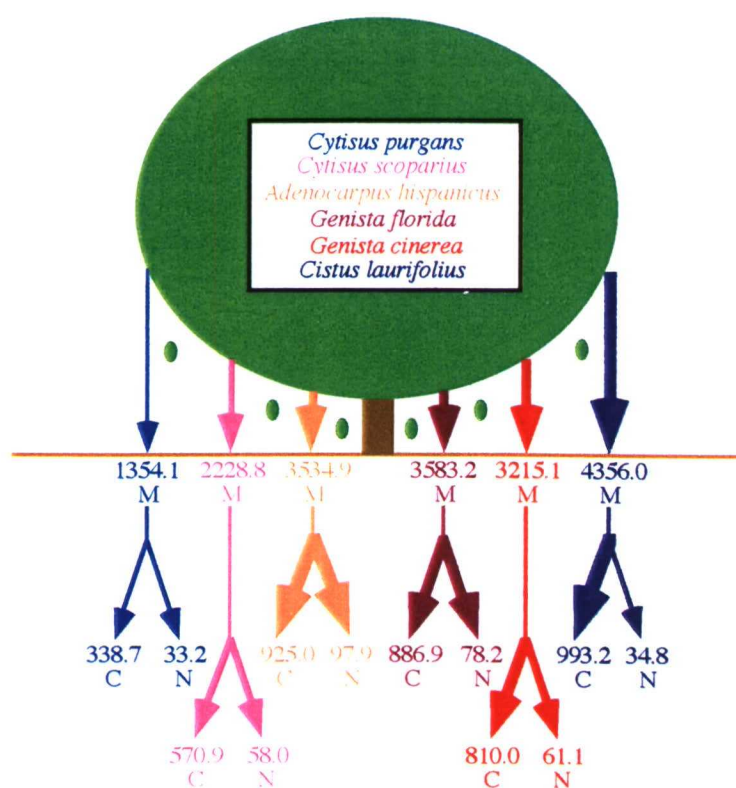


Fig. 72. Desfronde y entradas de carbono orgánico y nitrógeno total (kg/ha.año^{-1}) de los 6 arbustos en la zona de estudio. El grosor de las flechas es proporcional a la cantidad.
M = masa, C = carbono orgánico, N = nitrógeno total.

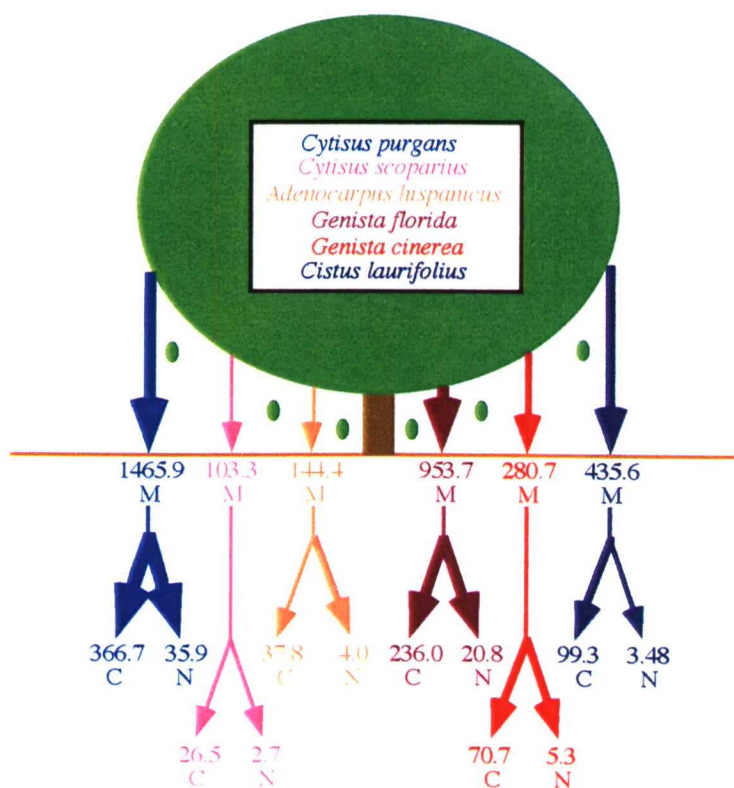


Fig. 73. Desfronde y entradas de carbono orgánico y nitrógeno total (kg/ha.año^{-1}) de los 6 arbustos en la ladera muestreada. El grosor de las flechas es proporcional a la cantidad.
M = masa, C = carbono orgánico, N = nitrógeno total.

El aporte mayor de carbono orgánico y nitrógeno total de *C. purgans* en la ladera se debe a su porcentaje de cobertura más alto, a pesar de tener un desfronde menor que los demás arbustos en la zona de estudio. Por otro lado, *A. hispanicus*, aunque libera una cantidad alta de carbono y nitrógeno del desfronde, sus aportes globales se reducen cuando se extrapolan a toda la ladera, debido a su cobertura baja. Asimismo, la jara (*C. laurifolius*), aunque presenta un desfronde mayor que los demás arbustos en la zona de estudio, libera poco nitrógeno en relación al carbono, por su cobertura y contenido de nitrógeno de la hojarasca menores que los de las leguminosas.

Estas entradas de carbono y nitrógeno también dependen de la velocidad de descomposición de la hojarasca, regulada por las condiciones climáticas y edáficas, por la composición química de la hojarasca y por los organismos descomponedores (Lousier & Parkinson, 1976, Schlesinger, 1977, McClaugherty et al, 1985, Gallardo & Merino, 1993, Belyea, 1996, Smolander et al., 1996). Así, la hojarasca de *C. purgans*, con una tasa de descomposición menor que el resto de arbustos (Capítulo 5, pág. 91), se mantiene más tiempo en el suelo, lo que puede favorecer la formación de humus (Porta et al., 1999) que, a su vez, incrementa la resistencia de la materia orgánica a la biodegradación (Tate, 1987); quizá por eso, el suelo bajo *C. purgans* tiene más carbono orgánico y más nitrógeno total y menor pH (Capítulo 6, pág. 138). Sin embargo, la jara con una tasa de descomposición igualmente baja, no conduce a los mismos resultados, debido, básicamente, a su capacidad de retraslocación y a la dureza de sus hojas (Moro, 1992). En *C. scoparius* ocurre algo distinto al resto de leguminosas, ya que, aunque su hojarasca se descompone rápidamente, no se refleja de forma similar en el suelo, lo que se puede atribuir a su porcentaje de arenas mayor, que evita que el carbono y nitrógeno provenientes de la mineralización se acumulen, y, por ello, sean lavados a zonas profundas.

Estos arbustos mejoran las condiciones edáficas por los cambios provocados en las características del suelo, que resume el diagrama de la Fig. 74 (pág. 181). El incremento de carbono y nitrógeno producido en el suelo bajo los arbustos por la descomposición de la hojarasca (West & Klemmedson, 1978, Bauhus, 1996, Pérez Hernández, 1996, Kleb & Wilson, 1997, Moro et al., 1997, Mummey et al., 1997, Giesler et al., 1998) estimula la capacidad de intercambio catiónico, la retención máxima de agua, la respiración del suelo y el descenso de pH (Bache, 1976, Schlesinger, 1977, Duchaufour, 1987, Gispert et al., 1988, Porta et al., 1999).

Como se observa en el diagrama las intensidades diferentes en la respuesta del suelo a los cambios provocados por los arbustos inducen a pensar que, cuanto más diversa sea la comunidad arbustiva, mayor serán los efectos beneficiosos, ya que el déficit en un factor o un aspecto desfavorable en otro, determinados por una planta, puede ser compensado por un superávit o con aspectos más positivos conseguidos por otra. Así se mantendrá mejor el delicado equilibrio interno de los suelos entre la fase gaseosa, la fase líquida, la fracción orgánica, la fracción mineral y los seres vivos edáficos y el equilibrio externo con la atmósfera y con las plantas (Morel, 1989), y se conseguirá mantener la estabilidad y asumir mejor las agresiones externas (Hooper & Vitousek, 1997).

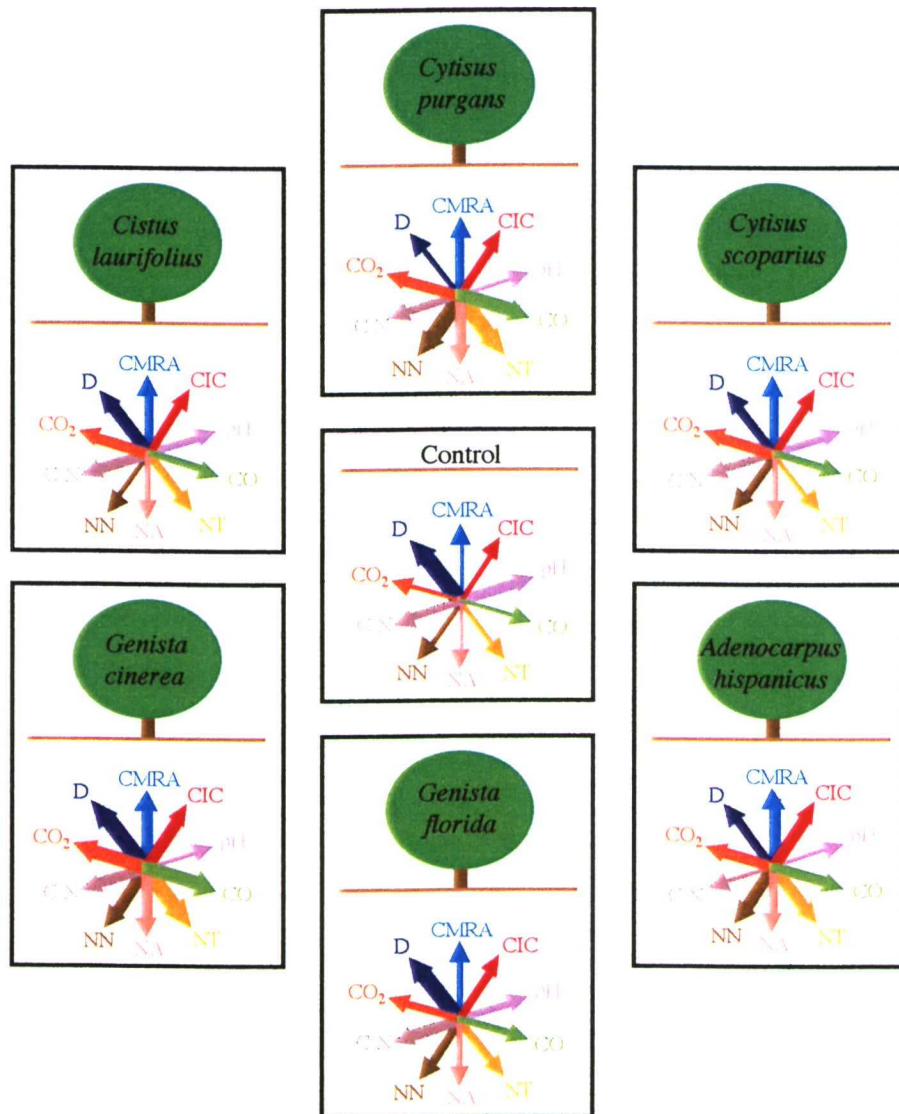


Fig. 74. Variación de los factores edáficos de los suelos de los 6 arbustos con respecto al control.

El grosor de las flechas es proporcional a la cantidad.

CMRA = capacidad máxima de retención de agua (ml/g), pH = acidez (unidades de pH),

CIC = capacidad de intercambio catiónico (cmol_c/kg), CO = carbono orgánico (%),

NT = nitrógeno total (%), NA = nitrógeno amonio (ppm), NN = nitrógeno nitrato (ppm),

C/N = carbono orgánico (%)/nitrógeno total (%), D = capacidad de descomposición (año⁻¹) y
CO₂ = desprendimiento de CO₂ (mg CO₂/20 g).

Con la información disponible y la encontrada en esta tesis sobre nodulación y fijación de nitrógeno de *Cytisus*, *Genista* y *Adenocarpus* (Bardin *et al.*, 1977, Wheeler *et al.*, 1979 y 1987, Helgersson *et al.*, 1984, Aronson *et al.*, 1992, Moro *et al.*, 1992) y sobre su poder para recuperar suelos degradados (Bonilla, 1990, Vilariño, 1990, Aronson *et al.*, 1992, Wilson, 1994, Fernández Bayón, 1995, González Andrés & Ortiz, 1997 y 1999, Molinillo *et al.*, 1997, Peterson & Prasad, 1998, Diquelou & Roze, 1999, Fogarty & Facelli, 1999), se puede decir que, aunque la nodulación y fijación de nitrógeno de estos arbustos es pobre en comparación con las leguminosas cultivadas, contribuyen eficazmente a la rehabilitación y fertilidad de los suelos serranos que colonizan. Sin embargo, este efecto no se ve claramente con *C. scoparius*. Llama la atención los contenidos escasos de carbono orgánico, nitrógeno total y nitrógeno amonio del suelo de *Cytisus scoparius*, menores incluso que los del suelo de la jara. Esto podría deberse a que *C. scoparius* es capaz de instalarse en suelos más pobres que los demás arbustos. La capacidad colonizadora de suelos pobres de *C. scoparius* está reconocida ampliamente, de tal forma que en algunos casos se la considera planta invasora (Parker, 1997, Bellingham, 1998, Peterson & Prasad, 1998, Diquelou & Roze, 1999, Fogarty & Facelli, 1999, Redmon *et al.*, 2000, Downey & Brown, 2000). En nuestro caso parece que *C. scoparius* no ha logrado mejorar sensiblemente el suelo después de haberlo colonizado.

No hay que olvidar tampoco la función que la jara desempeña en los suelos pobres de las sierras, demostrado por Moro (1992), Moro *et al.* (1996) y Moro & Domingo (2000). En Guadarrama se observa que mejora el suelo y en alguno de los factores estudiados supera a algunas leguminosas, como al suelo de *G. florida* en la capacidad máxima de retención de agua y actividad respiratoria, al de *C. scoparius* en el contenido de carbono orgánico, nitrógeno total y amonio, y al de *C. purgans*, *C. scoparius* y *A. hispanicus* en la capacidad de descomposición.

Otros aspectos interesantes, no estudiados en esta tesis pero observados en las salidas al campo, son los forrajeros, paisajísticos y conservacionistas.

Las leguminosas arbustivas sirven de alimento a los herbívoros. Varios autores indican su importancia como forraje para cabras y ovejas ya que producen mucha biomasa nutritiva y palatable (González Andrés, 1995, González Andrés & Ortiz, 1995, 1996a y 1996b, Rodríguez Ventura, 1997, Bartolomé & Plaixats, 1998, González Andrés & Ceresuela, 1998, Rodríguez Merino *et al.*, 1998). Además, hay que indicar que el Instituto Madrileño de Investigaciones Agrarias y Alimentarias (I.M.I.A.) llevaba hasta hace poco una línea de investigación sobre alimentación de ovejas con leguminosas arbustivas de interés para recuperar suelos degradados.

Con respecto al paisaje, la distribución de los arbustos en las laderas de la Sierra (Capítulo 2, pág. 38) origina un mosaico que cubre el suelo y alcanza valores estéticos considerables, sobre todo en la época de floración, que puede abarcar desde marzo hasta octubre (Capítulo 3, pág. 45).

Estas plantas también son muy útiles para conservar el suelo y recuperar zonas perturbadas, sobre todo en los pisos bioclimáticos que han colonizado naturalmente (Costa, 1974, Izco, 1984, Rivas-Martínez & Cantó, 1987). Leguminosas arbustivas como *Cytisus*, *Adenocarpus* y *Genista* son útiles en la recuperación de suelos degradados y en el

establecimiento de plantas en ambientes marginales o muy alterados, ya que además de ser fijadoras de nitrógeno, son susceptibles de micorrizar, características que contribuyen a la mejora o reestablecimiento de la fertilidad del suelo, incrementando la actividad de los microorganismos y los contenidos de materia orgánica, fósforo y nitrógeno (Bonilla, 1990, Vilariño, 1990, Wilson, 1994, Fernández Bayón, 1995, González Andrés & Ortiz, 1997 y 1999, Molinillo et al., 1997, Peterson & Prasad, 1998, Diquelou & Roze, 1999, Fogarty & Facelli, 1999). Así, se introducen en muchos lugares para reinstalar la cubierta vegetal y aparecen en los catálogos de varias empresas que comercializan semillas de especies de *Adenocarpus*, *Cistus*, *Cytisus* y *Genista*, publicados en las páginas web de Internet.

El conocimiento de los aspectos positivos de estos arbustos tiene una gran importancia por su contribución en el mantenimiento de la productividad, sobre todo, en los ambientes mediterráneos, en los que la producción está limitada a menudo por la escasez de nutrientes (Escarré et al., 1984). Por esto, constituyen un buen instrumento para la reforestación de zonas degradadas (*) y la mejora de la calidad paisajística y, merecen ser considerados, como valores de interés ambiental.

Las reflexiones realizadas sobre la importancia de los arbustos serranos sugieren la necesidad de hacer más estudios que confirmen o rectifiquen algunos aspectos que no se han podido aclarar adecuadamente en esta tesis y que aborden otras facetas, como los cambios en la comunidad microbiana edáfica, la cuantificación del nitrógeno fijado por las leguminosas o los valores forrajeros, paisajísticos y de conservación, que solo se han insinuado aquí.

(*): Después de terminar la escritura de esta tesis (julio de 2001) hemos recibido la noticia de que se están repoblando extensas zonas de las sierras madrileñas, degradadas por actividades antrópicas, con alguno de los arbustos estudiados.

8- CONCLUSIONES

Como consecuencia de la investigación realizada en la Sierra de Guadarrama con cinco leguminosas, *Cytisus purgans*, *Cytisus scoparius*, *Adenocarpus hispanicus*, *Genista florida* y *Genista cinerea* y una jara, *Cistus laurifolius*, se establecen las conclusiones siguientes:

1. Los arbustos estudiados en una ladera de la Sierra de Guadarrama (Madrid) muestran una cobertura total baja (24.80%). El porcentaje mayor corresponde a *Cytisus purgans* (9.31%) y el menor a *Cistus laurifolius* (1.98%). La densidad total también es baja (10167 individuos/ha). *Cytisus purgans* tiene la densidad mayor (4896 individuos/ha) y *Adenocarpus hispanicus*, la menor (667 individuos/ha).

2. En general se observa una similitud en la fenología de los seis arbustos que coincide con la que presentan la mayoría de los bosques templados caducifolios del hemisferio norte. La salida y la caída máximas de tallos, hojas, flores y frutos de los seis arbustos estudiados ocurre en primavera y verano, respectivamente.

3. En las raíces de los ejemplares jóvenes de las cinco leguminosas estudiadas se encontraron nódulos de formas similares, cuyas longitudes oscilaron entre 1-3 mm para las formas globosas, entre 2-7 mm para las elongadas y bifurcadas y entre 7-14 mm para las palmeadas.

4. Es la primera vez que se cita nodulación y se describen nódulos en las raíces de *Adenocarpus hispanicus* y de *Genista cinerea*.

5. El desfronde medio anual de los seis arbustos osciló entre 1354.1 kg/ha para *Cytisus purgans* y 4356.0 kg/ha para *Cistus laurifolius*. Este desfronde aporta al suelo una cantidad de carbono orgánico que varía entre 338.7 kg/ha.año en *Cytisus purgans* y 993.2 kg/ha.año en *Cistus laurifolius* y de nitrógeno total entre 32.2 kg/ha.año en *Cytisus purgans* y 97.9 kg/ha.año en *Adenocarpus hispanicus*.

6. El desfronde total de la jara (*Cistus laurifolius*) fue mayor que el desfronde total de cada una de las leguminosas (*Cytisus purgans*, *Cytisus scoparius*, *Adenocarpus hispanicus*, *Genista florida* y *Genista cinerea*), pero el análisis de la varianza no mostró diferencias significativas ($P > 0.05$) entre el peso seco de los respectivos desfrondes. El carbono orgánico fácilmente oxidable y el nitrógeno total del desfronde fueron significativamente menores en la jara que en las leguminosas ($P < 0.05$) pero la relación C/N fue significativamente mayor.

7. Durante los dos años que duró la experiencia, la descomposición de la hojarasca se ajustó al modelo exponencial simple negativo de forma significativa ($P < 0.05$) en los seis arbustos, con valores de R^2 que van desde 0.836 en *Genista florida* a 0.928 en *Cistus laurifolius*. El ajuste obtenido para *Cistus laurifolius*, que explica el 92.8% de la variación de la pérdida

de masa con el tiempo, indica que las fluctuaciones mensuales de la pérdida de masa son más amortiguadas que en las leguminosas.

8. Las constantes de descomposición oscilan entre 0.451 año^{-1} para *Cytisus purgans* y 0.745 año^{-1} para *Adenocarpus hispanicus*. El orden creciente de descomposición fue: *Cytisus purgans* ($k = 0.451$), *Cistus laurifolius* ($k = 0.494$), *Genista cinerea* ($k = 0.575$), *Cytisus scoparius* ($k = 0.587$), *Genista florida* ($k = 0.712$) y *Adenocarpus hispanicus* ($k = 0.745$).

9. La pérdida de carbono orgánico de la hojarasca, a lo largo del tiempo, también sigue el modelo exponencial simple negativo en los seis arbustos, pero sólo de forma significativa ($P < 0.05$) en *Cytisus purgans*, *Adenocarpus hispanicus* y *Cistus laurifolius*.

10. La pérdida de nitrógeno total de la hojarasca, se comporta de forma distinta. Solamente en *Genista florida* y *Genista cinerea* sigue el modelo exponencial simple negativo y además de forma no significativa ($P > 0.05$). En los demás arbustos el nitrógeno total tiende a aumentar con el tiempo.

11. La masa remanente media de la hojarasca de la jara fue significativamente mayor que la masa remanente media de las leguminosas. El carbono orgánico remanente medio fue significativamente menor ($P < 0.05$) que el de *Cytisus purgans*, *Cytisus scoparius*, *Adenocarpus hispanicus* y *Genista cinerea* y significativamente mayor que el de *Genista florida*. El nitrógeno total remanente medio fue significativamente menor en la jara que en las leguminosas.

12. Los arbustos modifican las variables edáficas estudiadas: textura, capacidad máxima de retención de agua, pH, capacidad de intercambio catiónico, carbono orgánico, nitrógeno total, nitrógeno amonio, nitrógeno nitrato, respiración y degradabilidad. El análisis de componentes principales realizado muestra un gradiente de disponibilidad de recursos y otro granulométrico que separa con claridad el suelo sin vegetación y los suelos cubiertos por los arbustos. También se observa que los suelos de *Cistus laurifolius* y *Cytisus scoparius* se parecen más entre sí que a los otros suelos.

13. Los suelos bajo los arbustos presentaron, con respecto al control, porcentajes de limos, pH y capacidad de descomposición menores y capacidades máxima de retención de agua y de intercambio catiónico, contenidos de carbono orgánico, nitrógeno total y amonio y respiración mayores. El suelo de la jara se distingue de los suelos de las leguminosas por tener una capacidad de intercambio catiónico y contenido de nitrato menores y una relación C/N mayor.

14. El carbono orgánico fácilmente oxidable mostró una tendencia general de incremento en la capa superficial de todos los suelos. Sin embargo, no hubo una tendencia tan

clara en la distribución horizontal, aunque en los suelos de *Cytisus scoparius*, *Adenocarpus hispanicus* y *Cistus laurifolius*, el carbono se concentra mayoritariamente a una distancia equidistante de la base de los troncos y del borde de las copas, que se ha denominado distancia dosel.

15. Las tendencias de acumulación del nitrógeno total en los gradientes horizontal y vertical no son tan claras como en el caso del carbono orgánico. El nitrógeno total mostró un incremento en la superficie de todos los suelos, excepto en el de *Cytisus purgans*. Con respecto a la distribución horizontal, solamente los suelos de *Cytisus scoparius* y *Adenocarpus hispanicus* acumularon más nitrógeno en la zona del suelo que se ha llamado dosel.

16. De las conclusiones anteriores se deduce que los arbustos que se han estudiado, producen un efecto positivo en el suelo de la Sierra de Guadarrama donde crecen, contribuyendo a su fertilidad. Además, las referencias bibliográficas indican que se pueden emplear, y de hecho se emplean, para reforestar zonas serranas degradadas y para mejorar el paisaje, por lo que tienen un indudable valor ambiental. Por ello se recomienda realizar más estudios sobre los arbustos de la Sierra de Guadarrama.

9- BIBLIOGRAFÍA

- ABADER, N. 1999. Acondicionamiento y abonado del suelo con optimización de lodos urbanos y de granjas. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad Complutense de Madrid. 184 pp.
- ABDELMOUMEN, H.; FILALI MALTOUF, A.; NEYRA, M.; BELABED, A. & EL IDRISSE, M.M. 1999. Effect of high salts concentrations on the growth of rhizobia and responses to added osmotics. *J. Appl. Microbiol.* 86 (6): 889-898.
- ABER, J.D. & MELILLO, J.M. 1980. Litter decomposition: measuring relative contributions of organic matter and nitrogen to forest soils. *Can. J. Bot.* 58: 416-421.
- ABER, J.D. & MELILLO, J.M. 1982. Nitrogen immobilization in decaying hardwood leaf litter as a function of initial nitrogen and lignin content. *Can. J. Bot.* 60: 2263-2269.
- ACERO DE MESA, N. 1993. Bacterias rizosféricas de *Alnus glutinosa* (L.). Gaertn., variación estacional y función en el ciclo edáfico del nitrógeno. Tesina de licenciatura. Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad Complutense de Madrid. 95 pp.
- ACERO, N.; PROBANZA, A.; BLANCO, B. & GUTIÉRREZ MAÑERO, F.J. 1994. Seasonal changes in physiological groups of bacteria that participate in nitrogen cycle in the rhizosphere of alder. *Geomicrobiol. J.* 21: 133-140.
- ADAMS, M.A. & ATTIWILL, P.M. 1982. Nitrogen mineralization and nitrate reduction in forests. *Soil Biol. Biochem.* 14: 197-202.
- AERTS, R. 1997a. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. *Oikos* 79: 439-449.
- AERTS, R. 1997b. Nitrogen partitioning between resorption and decomposition pathways: A trade-off between nitrogen use efficiency and litter decomposability? *Oikos* 80 (3): 603-606.
- AERTS, R. & TOET, S. 1997. Nutritional controls on carbon dioxide and methane emission from *Carex* - dominated peat soils. *Soil Biol. Biochem.* 29 (11-12): 1683-1690.
- ALEXANDER, M. 1961. Introduction to Soil Microbiology. John Wiley & Sons, Inc 173. New York. 472 pp.
- ALEXANDER, M. 1980. Introducción a la Microbiología del Suelo. AGT ED. S.A. México.
- ALLAN, M. 1997. Production of *Eisenia foetida* and vermicompost from feed-lot cattle manure. *Soil Biol. Biochem.* 29: 763-766.
- ALLEN, O.N. & ALLEN, E.K. 1981. The *Leguminosae*. A Source Book of Characteristics, Uses and Nodulation. Ed. MacMillan Pub. Ltd. London. 812 pp.
- ALLUÉ, J.L. 1966. Subregiones Fitoclimáticas de España. Ed. Ministerio de Agricultura. I.F.I.E. Madrid. 205 pp.
- ALMENDROS, G.; DORADO, J.; GONZÁLEZ VILA, F.J.; BLANCO, M.J. & LANKES, U. 2000. C-13 NMR assessment of decomposition patterns during composting of forest and shrubs biomass. *Soil Biol. Biochem.* 32 (6): 793-804.

- ALVERA GARCÍA-QUIROS, B. 1990. Ciclos de elementos minerales en dos pinares pirenaicos. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad Complutense de Madrid. 754 pp.
- AMARAL, J.A. & KNOWLES, R. 1997. Inhibition of methane consumption in forest soils and pure cultures of methanotrophs by aqueous forest soil extracts. *Soil Biol. Biochem* 29 (11-12): 1713-1720.
- AMIR, H. & ALABOUVETTE, C. 1993. Involvement of soil abiotic factors in the mechanisms of soil suppressiveness to *Fusarium* wilts. *Soil Biol. Biochem* 25: 157-164.
- ARANDA, Y. 1989. Entradas de carbono y nitrógeno por degradación de la hojarasca en zonas arboladas de Guadalajara. Memoria de licenciatura. Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad Complutense de Madrid. 118 pp.
- ARANDA, Y.; SERRANO, J.M. & BERMÚDEZ DE CASTRO, F. 1990. Degradación de la hojarasca de *Populus nigra* L. *Rev. Ecol. Biol. Sol* 27 (4): 395-406.
- ARONSON, J.; OVALLE, C. & AVENDAÑO, J. 1992. Early growth rate and nitrogen fixation potential in forty-four legume species grown in a acid and neutral soil from central Chile. *Forest Ecol. Manag.* 47: 225-244.
- ARP, W.J.; KUIKMAN, P.J. & GORISSEN, A. 1997. Climate Change: The Potential to Effect Ecosystem Functions Through Changes in Amount and Quality of Litter. En: *Driven by Nature: Plant Litter Quality and Decomposition*. G. Cadish & K.E. Killer (Eds.). CABI Publishing. 187-200.
- ASNER, G.P.; SEASTEDT, T.R. & TOWNSEND, A.R. 1997. The decoupling of terrestrial carbon and nitrogen cycles. *Bioscience* 47 (4): 226-234.
- ATTIWILL, P.M. 1968. The loss of elements from decomposing litter. *Ecology* 49: 142-145.
- AZCÓN-G. DE AGUILAR, C.; BAREA, J.M. & OLIVARES, J. 1988. Simbiosis *Rhizobium*-Leguminosa. En: *Biología Vegetal. Libros de Investigación y Ciencia*. J.M. Barea (Eds.). Prensa Científica. 56-65.
- BACHE, B.W. 1976. The measurement of cation exchange capacity of soils. *J. Sci. Fd. Agric.* 27: 273-280.
- BALLINI, C. 1997. Dynamics of litter mass loss in some *Ulex parviflorus* Pourr. Scrubs in Southeastern France. *Pedobiología* 41: 375-384.
- BANWART, W.L.; TABATABAI, M.A. & BREMNER, J.M. 1972. Determination of ammonium in soil extracts and water samples by an ammonia electrode. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* 3: 449-458.
- BARAQUETA, P. & BASAGOITI, M. 1988. Producción de Hojarasca y Aporte de Nutrientes en Plantaciones de *Pinus radiata* en el País Vasco. En: *Biología Ambiental. Actas del Congreso de Biología Ambiental. (II Congreso Mundial Vasco)*. Tomo I. Gobierno Vasco. Servicio Editorial de la Universidad del País Vasco (Eds.). 411-426.
- BARDIN, R.; DOMENACH, A.M. & CHALAMET, A. 1977. Application à la mesure de la fixation symbiotique de l'azote in situ. *Rev. Ecol. Biol. Sol* 14 (3): 395-402.
- BAREA, J.M. 1998. Biología de la rizosfera. *Investigación y Ciencia*. Enero: 74-81.

- BARTOLOMÉ, J. & PLAIXATS, J. 1998. Utilización de retama de escobas ("*Cytisus scoparius*" (L.) Link) para rebaños mixtos de ovejas y cabras. *Quaderns Agraris* 22: 35-43.
- BAUHUS, J. 1996. C and N mineralization in an acid forest soil along a gap-stand gradient. *Soil Biol. Biochem* 28 (7): 923-932.
- BELLINGHAM, P.J. 1998. Shrub succession and invasibility in a New Zealand montane grassland. *Austral. J. Ecol.* 23 (6): 562-573.
- BELLOT, J.; DOMINGO, F.; MORO, M.J. & ESCARRÉ, A. 1995. Importancia de la especie vegetal en la química de la trascolación y en aportes a los ecosistemas mediterráneos. *Studia Oecologica* 12: 113-122.
- BELYEA, L.R. 1996. Separating the effects of litter quality and microenvironment on decomposition rates in a patterned pealand. *Oikos* 77: 529-539.
- BERG, B. 1986. Nutrient release from litter and humus in coniferous forest soils. A mini review. *Scan. J. For. Res.* 1: 359-369.
- BERG, B. & STAAF, H. 1980. Decomposition Rate and Chemical Changes in Decomposing Needle Litter of Scots Pine. II. Influence of Chemical Composition. En: *Structure and Function of Northern Coniferous Forests*. T. Persson (Eds.). *Ecol. Bull. -NFR* 32: 373-390.
- BERG, B.; WESSEN, B. & EKBOHM, G. 1982a. Nitrogen level and decomposition in scots pine needle litter. *Oikos* 38: 291-296.
- BERG, B.; HANNUS, K.; POPOFF, T. & THEANDER, O. 1982b. Changes in organic chemical components of needle litter during decomposition. Long-term decomposition in a scots pine forest. I. *Can. J. Bot.* 60: 1310-1319.
- BERG, B.; BERG, M.P.; BOTTNER, P.; BOX, E.; BREYMEYER, A.; CALVO DE ANTA, R.; COÛTEAUX, M.; ESCUDERO, A.; GALLARDO, A.; KRATZ, W.; MADEIRA, M.; MÄLKÖNEN, E.; McCLAUGHERTY, C.; MEENTEMEYER, V.; MUÑOZ, F.; PIUSSI, P.; REMACLE, J. & VIRZO DE SANTO, A. 1993. Litter mass loss rate in pine forests of Europe and Eastern United States: some relationships with climate and litter quality. *Biogeochemistry* 20: 127-153.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, F. 1981. Diazotrofía como Técnica en Agronomía y Silvicultura. En: *Productividad Vegetal*. C. Vicente (Eds.). Universidad Complutense. Madrid. 191-225.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, F. 1988. Las Plantas Actinorrizas y la Sucesión. En: *Homenaje a Pedro Montserrat. Monografía del Instituto Pirenaico de Ecología 4*, Jaca. L. Villar (Eds.). 435-439.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, F. & SCHMITZ, M.F. 1981. Variación diaria y estacional de la actividad nitrogenásica en *Alnus glutinosa*. *Acta Salmanticensia, Ciencias* 44: 147-148.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, F. & GUTIÉRREZ MAÑERO, F.J. 1985. Introducción de *Myrica gale* L. en un pastizal. Respuesta de los grupos funcionales del ciclo del nitrógeno. *Studia Oecologica* 4: 149-156.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, F.; MÜLLER, A.; PÉREZ CORONA, E. & SCHMITZ, M.F. 1988a. Plantas Leñosas Fijadoras de Nitrógeno Atmosférico y Recuperación de Suelos Degradados por Explotaciones Mineras. *Memorias 1º Congreso Nacional Cuenca Minera Riotinto*: 347-362.

- BERMÚDEZ DE CASTRO, F.; MÜLLER, A. & SCHMITZ, M.F. 1988b. Regulación de la Microflora Edáfica por Plantas Leñosas Fijadoras de Nitrógeno Atmosférico. En: *Biología Ambiental. Actas del Congreso de Biología Ambiental. (II Congreso Mundial Vasco). Tomo I.* Gobierno Vasco. Servicio Editorial de la Universidad del País Vasco (Eds.). 427-437.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, F.; MÜLLER, A. & SCHMITZ, M.F. 1990a. Líquenes fijadores de nitrógeno atmosférico. *Ecología* 4: 131-141.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, F.; ARANDA, Y. & SCHMITZ, M.F. 1990b. Acetylene-reducing activity and nitrogen inputs in a bluff of *Elaeagnus angustifolia* L. *Orsis* 5: 85-89.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, F.; GARCÍA IBÁÑEZ, E. & MATEUS, C. 1996. Fenología, desfronde y descomposición de la hojarasca de leguminosas arbustivas de la Sierra de Guadarrama, Madrid. *R. Soc. Esp. His. Nat. Tomo Extraordinario (XII Bienal)*: 340-342.
- BERRY, S.C.; VARNEY, G.T. & FLANAGAN, L.B. 1997. Leaf $\delta^{13}\text{C}$ in *Pinus resinosa* trees and understory plants: variation associated with light and CO_2 gradients. *Oecologia* 109: 499-506.
- BERTRAND, M. & LUMARET, J.P. 1992. The role of Diplopoda litter grazing activity on recycling processes in a mediterranean climate. *Vegetatio* 99-100: 289-297.
- BIEDERBECK, V.O.; PAUL, E.A.; LOWE, W.E.; SHIELDS, J.A. & WILLARD, J.R. 1974. Soil Microorganisms, II. Decomposition of Cellulose and Plant Residues. Matador Project. Canadian Com. I.B.P. Report 39. University of Saskatchewan, Saskatoon.
- BOCOCK, K.L. & GILBERT, O. 1957. The disappearance of leaf litter under different woodland conditions. *Plant and Soil* 9: 179-185.
- BODDEY, R.M.; DE MORAES SÁ, J.C.; ALVES, B.J.R. & URQUIAGA, S. 1997. The contribution of biological nitrogen fixation for sustainable agricultural systems in the tropics. *Soil Biol. Biochem* 29 (5-6): 787-799.
- BOHLEN, P.J.; PARMELEE, R.W.; McCARTNEY, D.A. & EDWARDS, C.A. 1997. Earthworms effects on carbon and nitrogen dynamics of surface litter in corn agroecosystems. *Ecological Applications* 7 (4): 1341-1349.
- BOLLEN, W.B. & LU, K.C. 1968. Nitrogen Transformations in Soil Beneath Red Alder and Conifers. En: *Biology of Alder.* J.M. Trappe; J.F. Franklin; R.F. Tarrant & G.M. Hansen (Eds.). U.S. Dep. Agric. For. Serv. Portland. Oregon. 141-148.
- BONILLA, D. 1990. Biogeoquímica del suelo en un encinar y landas del Montseny: La solución del suelo, la dinámica del nitrógeno y la respuesta a una perturbación experimental. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias. Universidad Autónoma de Barcelona.
- BONKOWSKI, M. & SCHAEFER, M. 1997. Interaction between earthworms and soil protozoa: a trophic component in the soil food web. *Soil Biol. Biochem* 29 (3-4): 499-502.
- BOSSARD, C.C. & REJMANEK, M. 1994. Herbivory, growth, seed production, and resprouting of an exotic invasive shrub *Cytisus scoparius*. *Biol. Conser.* 67 (3): 193-200.
- BOUYOUCOS, G.J. 1962. Hydrometer method improved for making particle size of soils. *Agron. J.* 54: 464-465.

- BOWEN, G.D. & FOSTER, R.C. 1978. Dynamics of Microbial Colonization of Plant roots. En: *Proc. Symp. on Soil Microbiology and Plant Nutrition*. W.J. Broughton & C.K. John (Eds.). Malasia University Press. 98-101.
- BREMER, E. & KUIKMAN, P. 1997. Influence of competition for nitrogen in soil on net mineralization of nitrogen. *Plant and Soil*. 190: 119-126.
- BREMNER, J.M. & SHAW, K. 1958. Denitrification in soil. II. Factors affecting denitrification. *J. Agric. Sci.* 51: 40-52.
- BREMNER, J.M. & JENKINSON, D.S. 1960. Determination of organic carbon in soil. I. Oxidation by dichromate of organic matter in soil and plant materials. *J. Soil Sci.* 11 (2): 394-402.
- BREMNER, J.M. & TABATABAI, M.A. 1972. Use of an ammonia electrode for determination of ammonium in Kjeldahl analysis of soils. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* 3: 159-165.
- BREYMEYER, A. 1978. Analysis of the trophic structure of some grassland ecosystems. *Pol. Ecol. Studies* 4 (2): 155-128.
- BROWNLIE, C.; DUDDRIDGE, J.A.; MALIBARI, A. & READ, D.J. 1983. The structure and function of mycelial systems of ectomycorrhizal roots with special reference to their role in forming inter-plant connections and providing pathways for assimilate and water transport. *Plant and Soil* 71: 433-443.
- BRUCKERT, S. 1966. Répartition des acides hydrosolubles dans quelques peofils de sols forestiers. *C.R. Acad. Sci.* 263 (Serie D): 1572-1575.
- BRUSSAARD, L. 1997. Biodiversity and ecosystem functioning in soil. *Ambio* 26 (8): 563-570.
- BRYAN, J.A.; BERLYN, G.P. & GORDON, J.C. 1996. Toward a new concept of the evolution of symbiotic nitrogen fixation in the *Leguminosae*. *Plant and Soil* 186: 151-159.
- BUCHMANN, N.; GEBAUER, G. & SCHULZE, E-D. 1996. Partitioning of ¹⁵N-labeled ammonium and nitrate among soil, litter, below and above ground biomass of trees and understory in a 15 years old *Picea abies* plantation. *Biogeochemistry* 33: 1-23.
- BUCKMAN, H.O. & BRADY, N.C. 1977. *Naturaleza y Propiedades de los Suelos*. Ed. Montaner & Simón, S.A. Barcelona. 590 pp.
- BUENDÍA-CLAVERÍA, A.M.; CUBO-SÁNCHEZ, T.; ROMERO, F.; PÉREZ-SILVA, J. & RUÍZ-SAINZ, J.E. 1991. Receptores de la Planta y de la Bacteria en la Simbiosis *Rhizobium*-Leguminosa. En: *Aportaciones a la Biología de la Fijación del Nitrógeno Atmosférico*. M. Megías; A.J. Palomares & F.R. Berraquero (Eds.). Secretariado de Publicaciones, Universidad de Sevilla. Sevilla. 199-214.
- BURGES, A. 1965. The Soil Microflora. Its Nature and Biology. En: *Ecology of Soil-Borne Plant Pathogens*. B. Snyder (Eds.). California University Press. Berkeley. 21-32.
- BURGUETE, I. 1982. Modificaciones en los grupos funcionales nitrificantes, desnitrificantes y diazotróficos inducidas por *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. Tesina de licenciatura. Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad Complutense de Madrid. 186 pp.

- BURNS, R. C. & HARDY, R.W.F. 1975. Nitrogen Fixation in Bacteria and Higher Plants. Ed. Springer-Verlag. Berlín, Heidelberg, New York. 189 pp.
- BUSHBY, H.V.A. & MARSHALL, K.C. 1977. Water status of Rhizobia in relation to their susceptibility to dessication and to their protection by montmorillonite. *J. Gen. Microbiol.* 99: 19-27.
- BYARD, R.; LEWIS, K.C. & MONTAGNINI, F. 1996. Leaf litter decomposition and mulch performance from mixed and monospecific plantations of native tree species in Costa Rica. *Agricul. Ecosyst. Environ.* 58: 145-155.
- C.A.G.C.M. 1984. Mapa de las Formaciones Vegetales y Usos Actuales del Suelo de Madrid; 1:200.000. Ed. Consejería de Agricultura y Ganadería de la Comunidad de Madrid. Madrid. 55 pp.
- C.A.G.C.M. 1987. Mapa Litológico de Madrid; 1:200.000. Ed. Consejería de Agricultura y Ganadería de la Comunidad de Madrid. Madrid. 48 pp.
- CAMPBELL, R. & EPHGRAVE, J.M. 1983. Effect of bentonite clay on the growth of *Gauemannomyces graminis* var. *tritici* and on its interaction with antagonistic bacteria. *J. Gen. Microbiol.* 129: 771-777.
- CANADELL, J.; JACKSON, R.B.; EHLERINGER, J.R.; MOONEY, H.A.; SALA, O.E. & SCHULZE, E.D. 1996. Maximun rooting depth of vegetation types at the global scale. *Oecologia* 108: 583-595.
- CARITAT, A.; ROBERT, B.; VILAR, L.; BERTONI, G. & MOLINAS, M. 1994. Estudio del Contenido de Nutrientes y la Estacionalidad en la Fracción Hojas de la Hojarasca del Alcornoque, *Quercus suber* L. En: *Biogeoquímica de Ecosistemas. XI Simposium Internacional de Biogeoquímica Ambiental (Salamanca)*. J.F. Gallardo Lancho (Eds.). Conserjería de Medio Ambiente de la Junta de Castilla León. Valladolid. 102-110.
- CARITAT, A.; BERTONI, G.; MOLINAS, G.; OLIVA, M. & DOMÍNGUEZ-PLANELLA, A. 1997. Litterfall and mineral return in two cork-oak forests in northeast Spain. *Ann. Sci. Forestieres* 53 (6): 1049-1058.
- CHAPMAN, H.D. & PRATT, P.F. 1979. Métodos de Análisis para Suelos, Plantas y Aguas. Ed. Trillas. México. 195 pp.
- COLE, D.W. & RAPP, M. 1981. Elemental Cycling in Forest Ecosystems. En: *Dynamic Properties of Forest Ecosystems. IBP 23*. D.E. Reichle (Eds.). Cambridge University Press. Cambridge. 341-409.
- COLEMAN, D.C.; SASSON, A.; BREYMEYER, A.I.; DASH, M.C.; DOMMERGUES, Y.; HUNT, H.W.; PAUL, E.A.; SCHAEFER, R.; ULEHLOVÁ, B. & ZLOTIN, R.I. 1980. Decomposer Subsystem. En: *Grasslands, Systems Analysis and Man. IBP Syntesis 19*. A.I. Brey Meyer & G.M. Van Dyne (Eds.). Cambridge University Press. Cambridge. 609-655.
- COLOMBO, J.C.; CABELLO, M. & ARAMBARRI, A.M. 1996. Biodegradation of aliphatic and aromatic hydrocarbons by natural soil microflora and pure cultures of imperfect and lignolitic fungi. *Environmental Pollution*. 94 (3): 355-362.

- COLPAERT, J.V. & VAN TICHELEN, K.K. 1996. Decomposition, nitrogen and phosphorus mineralization from beech leaf litter colonized by ectomycorrhizal or litter-decomposing basidiomycetes. *New Phytol.* 134: 123-132.
- CORNELISSEN, J.H.C.; WERGER, M.J.A.; CASTRO-DÍEZ, P.; VAN RHEENEN, J.W.A. & ROWLAND, A.P. 1997. Foliar nutrients in relation to growth, allocation and leaf traits in seedlings of a wide range of woody plant species and types. *Oecologia* 111: 460-469.
- CORTEZ, J. 1998. Field decomposition of leaf litters: Relationships between decomposition rates and soil moisture, soil temperature and earthworm activity. *Soil Biol. Biochem.* 30 (6): 783-793.
- CORTEZ, J.; DEMARD, J.M.; BOTTNER, P. & JOCTEUR MONROZIER, L. 1996. Decomposition of mediterranean leaf litters: A microcosm experiment investigating relationships between decomposition rates and litter quality. *Soil Biol. Biochem.* 28 (4-5): 443-452.
- CORZO, J.; GUTIÉRREZ NAVARRO, A.M.; LEÓN BARRIOS, M. & PÉREZ GALDONA, R. 1991. Metabolismo del Carbono en Bacterias de los Géneros *Rhizobium* y *Bradyrhizobium*. En: *Aportaciones a la Biología de la Fijación del Nitrógeno Atmosférico*. M. Megías; A.J. Palomares & F.R. Berraquero (Eds.). Secretariado de Publicaciones, Universidad de Sevilla. Sevilla. 141-160.
- COSTA, M. 1974. Estudio fitosociológico de los matorrales de la Provincia de Madrid. *Anal. Inst. Bot. Cavanilles* 31 (1): 225-315.
- COTRUFO, M.F.; INESON, P. & ROWLAND, A.P. 1994. Decomposition of tree leaf litter grown under elevated CO₂: effect of litter quality. *Plant and Soil* 163: 121-130.
- COTRUFO, M.F.; BRIONES, M.J. & INESON, P. 1998. Elevated CO₂ effects field decomposition rate and palatability of tree leaf litter: importance of changes in substrate quality. *Soil Biol. Biochem.* 13 (12): 1565-1571.
- COTRUFO, M.F.; RASCHI, A.; LANINI, M. & INESON, P. 1999. Decomposition and nutrient dynamics of *Quercus pubescens* leaf litter in a naturally enriched CO₂ mediterranean ecosystem. *Functional Ecol.* 13: 343-351.
- COÛTEAUX, M.M.; BOTTNER, P. & BERG, B. 1995. Litter decomposition, climate and litter quality. *Trends in Ecology and Evolution* 10 (2): 63-66.
- COWLING, E.B. & MERRIL, W. 1966. Nitrogen in wood and its role in wood deterioration. *Can. J. Bot.* 44: 1539-1554.
- C.P.T.C.M. 1984. Mapa Topográfico de la Comunidad de Madrid, 508 (2-7); 1: 5.000; Guadarrama. Ed. Consejería de Política Territorial de la Comunidad de Madrid. Madrid.
- CROCKER, R.L. & MAJOR, J. 1955. Soil development in relation to vegetation and surface age at Glacier Bay, Alaska. *J. Ecol.* 43: 427-448.
- CURL, E.A. & TRUELOVE, B. 1986. The Rhizosphere. Advance Series in Agricultural Sciences 15. D.F.R. Bommer; B.R. Sabey; Y. Vaadia; G.W. Thomas & L.D. Van Vleck (Eds.). Springer-Verlag. Berlin. 280 pp.

- CURRY, J.P. & BYRNE, D. 1997. Role of earthworms in straw decomposition in a winter cereal field. *Soil Biol. Biochem* 29 (3-4): 555-558.
- DAKORA, F.D. & KEYA, S.O. 1997. Contribution of legume nitrogen fixation to sustainable agriculture in sub-saharan, Africa. *Soil Biol. Biochem* 29 (5-6): 809-817.
- DANIÈRE, S.; CAPELLANO, A. & MOIROUD, A. 1986. Dynamique de l'azote dans un peuplement naturel de *Alnus incana* (L.) Moench. *Oecol. Plant* 7: 165-175.
- DE ANGELIS, P.; CHIGWEREWE, K.S. & SCARASCIA, G.E. 2000. Litter quality and decomposition in a CO₂-enriched mediterranean forest ecosystem. *Plant and Soil* 224: 31-41.
- D'ARCY LAMETA, A. & JAY, M. 1987. Study of soybean and lentil root exudates. *Plant and Soil* 101: 267-272.
- DAVIDSSON, T.E.; STEPANAUSKAS, R. & LEONARDSON, L. 1997. Vertical patterns of nitrogen transformations during infiltration in two wetland soils. *Appl. Environ. Microbiol.* 963 (9): 3648-3656.
- DE FELIPE, M.R.; VIVO, A.; LANG, P. & GOLVANO, M.P. 1991. Leghemoglobina. Localización Inmunocitoquímica y Función Fisiológica. En: *Aportaciones a la Biología de la Fijación del Nitrógeno Atmosférico*. M. Megías; A.J. Palomares & F.R. Berraquero (Eds.). Secretariado de Publicaciones, Universidad de Sevilla. Sevilla. 303-321.
- DE LAJUDIE, P.; WILLEMS, A.; POT, B.; DEWETTINCK, D.; MAESTROJUAN, G.; NEYRA, M.; COLLINS, M.D.; DREYFUS, B.; KERSTERS, K. & GILLIS, M. 1994. Polyphasic taxonomy of rhizobia: emendation of the genus *Sinorhizobium* and description of *Sinorhizobium meliloti* comb. nov. *Int. J. Syst. Bacteriol.* 44: 715-733.
- DE LAS HERAS, P. 1991. Diazotrofia y sucesión en un pastizal mediterráneo. Estudio preliminar. Tesina de licenciatura. Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad Complutense de Madrid. 99 pp.
- DE NEVE S. & HOFMAN, G. 1996. Modelling N mineralization of vegetable crop residues during laboratory incubations. *Soil Biol. Biochem* 28 (10-11): 1451-1457.
- DE NEVE S.; PANNIER, J. & HOFMAN, G. 1996. Temperature effects on C and N mineralization from vegetable crop residues. *Plant and Soil* 181: 25-30.
- DE TROCH, P. & VANDERLEYDEN, J. 1996. Surface properties and motility of *Rhizobium* and *Azospirillum* in relation to plant root attachment. *Microbiol. Ecol.* 32: 149-169.
- DEGRANGE, V.; LENS, R. & BARDIN, R. 1997. Activity, size and structure of a *Nitrobacter* community as affected by organic carbon and nitrite in sterile soil. *Microbiol. Ecol.* 24 (3): 173-180.
- DELWICHE, C.C. 1976. El Ciclo del Nitrógeno. En: *Química y Ecosfera. Selec. Scientific American*. Ed. H. Blume. Madrid. 55-63.
- DEMETZOS, C.; STHAL, B.; ANASTASSAKI, T.; GAZOULI, M.; TZOUVELEKIS, L.S. & RALLIS, M. 1999. Chemical analysis and antimicrobial activity of the resin ladano, of its essential oil and of the isolated compounds. *Planta Medica* 65 (1): 76-78.

- DEVLIEGHER, W. & VERSTRAETE, W. 1997. The effect of *Lumbricus terrestris* on soil in relation to plant growth: effects of nutrient-enrichment processes (NEP) and gut-associated processes (GAP). *Soil Biol. Biochem.* 29 (3-4): 341-346.
- DI CASTRI, F. 1973. Soil Animals in Latitudinal and Topographical Gradients of Mediterranean Ecosystems. En: *Mediterranean Type Ecosystems: Origin and Structure*. F. Di Castri & H.A. Mooney (Eds.). Springer-Verlag. New York. 171-190.
- DÍAZ PINEDA, F. 2000. El Ciclo del Carbono en el Globo. En: *El Cambio Climático. El Campo de las Ciencias y las Artes*. L. Balairon (Eds.). Servicio de Estudios BBVA. Madrid. 137: 111-140.
- DIQUELOU, S. & ROZE, F. 1999. Establishment of broom, impact of previous land use and soil dynamics in old-fields (Brittany, France). *Comptes Rendus de L'Academie des Sciences. Serie III. Sciences de la Vie. Life Sciences* 322 (8): 705-715.
- DÖBEREINER, J. & CAMPELO, A.B. 1977. Importance of Legumes and their Contribution to Tropical Agriculture. En: *A Treatise on Dinitrogen Fixation. Section IV: Agronomy and Ecology*. R.W.F. Hardy & A.H. Gibson (Eds.). John Wiley & Sons, Inc. New York. 191-220.
- DOBSON, A.P.; BRADSHAW, A.D. & BAKER, A.J.M. 1997. Hopes for the future: restoration ecology and conservation biology. *Science* 277 (5325): 515-522.
- DOCTERS VAN LEEUWEN, W.M. 1936. Krakatau, 1883-1933. E.J. Brill (Eds). Leiden.
- DOMINGO, F.; PUIGDEFABREGAS, J.; MORO, J.M. & BELLOT, J. 1994. Role of vegetation cover in the biogeochemical balances of a small afforested catchment in southeastern Spain. *J. Hidrol.* 159: 275-289.
- DOMMERGUES, Y.; 1963. Evaluation du taux de fixation de l'azote dans un sol dunaire reboisé en Filao (*Casuarina equisetifolia*). *Agrochim.* 7: 335-340.
- DOMMERGUES, Y. 1971. Interrelations Sans Caractère Symbiotique entre la Végétation et la Microflore du Sol: Effet Litière. En: *La Vie dans les Sols. Aspects Nouveaux Études Expérimentales*. P. Pesson (Eds.). Gauthier-Villars. Paris. 471 pp.
- DOMMERGUES, Y.; DREYFUS, B.; DIEM, H.G. & DUHOUX, E. 1985. Fixation de l'azote et agriculture tropicale. *La Recherche* 162 (16): 22-31.
- DOWNEY, P.O. & BROWN, J.M.B. 2000. Demography of the invasive shrub Scotch broom (*Cytisus scoparius*) at Barrington Tops, New South Wales: insights for management. *Austral. J. Ecol.* 25 (5): 477-485.
- DREYFUS, B.; GARCÍA, J.L. & GILLIS, M. 1988. Characterization of *Azorhizobium caulinodans* gen. nov., sp. nov., a stem-nodulating nitrogen-fixing bacterium isolated from *Sesbania rostrata*. *Int. J. Syst. Bacteriol.* 38: 89-98.
- DUCHAUFOR, PH. 1968. L'Évolution des Sols. Ed. Masson, S.A. Paris.
- DUCHAUFOR, PH. 1987. Manual de Edafología. Ed. Masson, S.A. Paris. 214 pp.

- DUCHAUFOR, PH.; VÉDY, J.C. & BRUCKERT, S. 1968. Contribution à l'étude expérimentale in situ de l'évolution chimique et de l'altération d'un grès et d'un granite vosgien sous l'influence de deux types de litières. Évolution du carbone et de l'azote au cours du premier cycle de végétation. *Bull. Ass. Fr. Ét. Sol* 1: 5-18.
- DUQUE MACÍAS, F.; GARCÍA CRIADO, B. & GARCÍA CIUDAD, A. 1973. Estudio de una pradera temporal de regadío. (II) Variación en el contenido mineral. *Pastos* 3 (1): 78-85.
- DUVIGNEAUD, P. 1978. La Síntesis Ecológica. Ed. Alambra. Madrid. 306 pp.
- DZWONKO, Z. & LOSTER, S. 1997. Effects of dominant trees and anthropogenic disturbances on species richness and floristic composition of secondary communities in southern Poland. *J. App. Ecol.* 34: 861-870.
- ELLEMBERG, H. 1988. Vegetation Ecology of Central Europe. Ed. Cambridge University Press, Cambridge.
- ESCARRÉ, A.; GRACIA, C.; RODÁ, F. & TERRADAS, J. 1984. Ecología del bosque esclerófilo Mediterráneo. *Investigación y Ciencia* 95: 68-78.
- ESCUDERO, A.; GARRIDO, M.V. & MATÍAS, M.D. 1987. Decay curves of leaf litter from evergreen and deciduous three species. *Oecol. Plantarum* 8: 81-87.
- ESCUDERO, A.; DEL ARCO, J.M. & GARRIDO, M.V. 1992. The efficiency of nitrogen retranslocation from leaf biomass in *Quercus ilex* ecosystems. *Vegetatio* 99-100: 225-237.
- FACELLI, J.M. & PICKETT, S.T. 1991. Plant litter: Its dynamics and effects on plant community structure. *Bot. Rev.* 57 (1): 1-32.
- F.A.O. 1977. Guía para la Descripción de Perfiles de Suelo. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Servicio de Fomento y Conservación de Recursos (Eds.). Roma.
- F.A.O. 1995. Manual Técnico de la Fijación Simbiótica del Nitrógeno (*Leguminosae/Rhizobium*). Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (Eds.). Roma. 223 pp.
- FERNÁNDEZ BAYÓN, F. 1995. Micropropagación de leguminosas arbustivas que pueden crecer en escombreras. Tesis doctoral. Facultad de Biología. Universidad de León.
- FERRÁN, A. & VALLEJO, V.R. 1992. Litter dynamics in post-fire successional forests of *Quercus ilex*. *Vegetatio* 99-100: 239-246.
- FOCHT, D.D. & VERSTRAETE, W. 1977. Biochemical ecology of nitrification and denitrification. *Ann. Rev. Microbiol. Ecol.* 25: 403-417.
- FOGARTY, G. & FACELLI, J.M. 1999. Growth and competition of *Cytisus scoparius*, an invasive shrub, and Australian native shrubs. *Plant Ecol.* 144 (1): 27-35.
- FONT QUER, P. 1965. Diccionario de Botánica. Ed. Labor. Barcelona. 1244 pp.
- FRANK, B. 1889. Über die pilzsymbiose der leguminosen. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 7: 332-346.

- FRANKENBERGER Jr., W.T. & DICK, W.A. 1983. Relationships between enzyme activities and microbial growth and activity indices in soil. *Soil Sci. Am. Proc.* 47.
- FRENEY, J.R.; SIMPSON, J.R. & DENMEAD, O.T. 1981. Ammonia Volatilization. En: *Terrestrial Nitrogen Cycles*. F.E. Clark & T. Rosswall (Eds.). Stockholm. *Ecolog. Bull.* 33: 291-302.
- FRESQUEZ, P.R. & LINDEMANN, W.E. 1982. Soil and rhizosphere microorganisms in amended coal mine spoils. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 46: 751-755.
- GALLARDO, A. & MERINO, J. 1992. Nitrogen immobilization in leaf litter at two mediterranean ecosystems of SW Spain. *Biogeochemistry* 15: 213-228.
- GALLARDO, A. & MERINO, J. 1993. Leaf decomposition in two mediterranean ecosystems of southwest Spain: influence of substrate quality. *Ecology* 74 (1): 152-161.
- GALLARDO, A. & MERINO, J. 1999. Control of litter decomposition rate in a mediterranean shrubland as indicated by N, P and lignin concentrations. *Pedobiología* 43: 64-72.
- GALLARDO, J.F.; MARTÍN, A. & SANTA REGINA, I. 1998. Nutrient cycling in deciduous forest ecosystems of the Sierra de Gata Mountains: aboveground litter production and potential nutrient return. *Ann. Sci. For.* 55: 749-769.
- GALLEGO, H.A.; SANTA REGINA, I.; RICO, M. & RAPP, M. 1994. Variación Estacional de la Concentración de Nutrientes en Hojas y Ramas en Bosques Naturales de *Quercus pyrenaica* Willd. (Sierra de Gata, España). En: *Biogeoquímica de Ecosistemas. XI Simposium Internacional de Biogeoquímica Ambiental (Salamanca)*. J.F. Gallardo Lancho (Eds.). Conserjería de Medio Ambiente de la Junta de Castilla León. Valladolid. 111-120.
- GANDULLO, J.M.; SÁNCHEZ-PALOMARES, O. & GONZÁLEZ ALONSO, S. 1976. Contribución al estudio ecológico de la Sierra de Guadarrama. II. Clima. *An. I.N.I.A. (Serie Rec. Nat.)* 2: 23-36.
- GARCÍA ROLLÁN, M. 1983. Claves de la Flora de España. 2. Ed. Mundiprensa. Madrid. 764 pp.
- GARCÍA TREJO, A. 1981. Experimentos en Microbiología del Suelo. Ed. Continental S.A. México. 75 pp.
- GARCÍA-PLÉ, C.; VANRELL, P. & MOREY, M. 1995. Litter fall and decomposition in a *Pinus halepensis* forest on Mallorca. *J. Veget. Sci.* 6: 17-22.
- GIBSON, A.H. 1977. The Influence of the Environment and Managerial Practices on the Legume-*Rhizobium* Symbiosis. En: *A treatise on Dinitrogen Fixation. Section IV: Agronomy and Ecology*. R.W.F. Hardy & A.H. Gibson (Eds.). John Wiley & Sons, Inc. New York. 393-449.
- GIESLER, R.; HÖGBERG, M. & HÖGBERG, P. 1998. Soil chemistry and plants in fennoscandian boreal forest as exemplified by a local gradient. *Ecology* 79 (1): 119-137.
- GIL, L.; PARDO, F.; ARANDA, I. & PARDOS, J.A. 1999a. El Microclima. En: *El Hayedo de Montejo: Pasado y Presente*. Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes. Universidad Politécnica de Madrid. Unidad de Anatomía, Fisiología y Genética Forestal. Comunidad Autónoma de Madrid. Consejería de Medio Ambiente (Eds.). Madrid. 63-80.

- GIL, L.; PARDO, F.; ARANDA, I. & PARDOS, J.A. 1999b. Producción y Ciclos del Carbono y el Nitrógeno. En: *El Hayedo de Montejo: Pasado y Presente*. Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes. Universidad Politécnica de Madrid. Unidad de Anatomía, Fisiología y Genética Forestal. Comunidad Autónoma de Madrid. Consejería de Medio Ambiente (Eds.). Madrid. 102-122.
- GISPERT, M.A.; ALCANIZ, J.M. & ARCARA, P.G. 1988. Efecto de la Adición de Ácidos Húmicos sobre la Actividad Biológica de Diversos Suelos: Tasa de Respiración, Coeficiente de Mineralización. En: *Biología Ambiental. Actas del Congreso de Biología Ambiental. (II Congreso Mundial Vasco). Tomo II*. Gobierno Vasco. Servicio Editorial de la Universidad del País Vasco (Eds.). 305-313.
- GÓMEZ GUTIÉRREZ, J.M. & DUQUE MACÍAS, F. 1973. Aportación al conocimiento del contenido mineral de plantas pascícolas. *Pastos* 3 (1): 86-99.
- GONZÁLEZ ANDRÉS, F. 1995. Caracterización y evaluación de leguminosas arbustivas del género *Cytisus* y afines (*Genisteeae*) con potencial interés en sistemas agrosilvopastorales. Tesis doctoral. Facultad de Ingenieros Agrónomos. Universidad Politécnica de Madrid.
- GONZÁLEZ ANDRÉS, F. & CERESUELA, J.L. 1998. Chemical composition of some Iberian Mediterranean leguminous shrubs potentially useful for forage in seasonally dry areas. *New Zealand J. Agric. Res.* 41 (2): 139-147.
- GONZÁLEZ ANDRÉS, F. & ORTIZ, J.M. 1995. Isoenzymatic characterization of potentially useful forage shrubs belonging to the genus *Cytisus* and allies (*Genisteeae Leguminosae*). *Biochemical Systematics and Ecology* 23: 7-8.
- GONZÁLEZ ANDRÉS, F. & ORTIZ, J.M. 1996a. Potential of *Cytisus* and allied genera (*Genisteeae Fabaceae*) as forage shrubs. 1. Seed germination and agronomy. *New Zealand J. Agric. Res.* 39 (2): 195-204.
- GONZÁLEZ ANDRÉS, F. & ORTIZ, J.M. 1996b. Potential of *Cytisus* and allied genera (*Genisteeae Fabaceae*) as forage shrubs. 2. Chemical composition of the forage and conclusions. *New Zealand J. Agric. Res.* 39 (2): 205-213.
- GONZÁLEZ ANDRÉS, F. & ORTIZ, J.M. 1997. Phenology of species belonging to the genus *Cytisus* and allies (*Genisteeae Leguminosae*). *Israel J. Plant Sci.* 45 (1): 59-69.
- GONZÁLEZ ANDRÉS, F. & ORTIZ, J.M. 1998. Biodiversity of rhizobia nodulating *Genista monspessulana* and *Genista linifolia* in Spain. *New Zealand J. Agricul. Res.* 41 (4): 585-594.
- GONZÁLEZ ANDRÉS, F. & ORTIZ, J.M. 1999. Specificity of rhizobia nodulating *Genista monspessulana* and *Genista linifolia* in vitro and in field situations. *Arid Soil Research and Rehabilitation* 13 (3): 223-237.
- GONZÁLEZ ANDRÉS, F.; CHAVEZ, J.; MONTANEZ, G. & CERESUELA, J.L. 1999. Characterization of woody *Medicago* (sect. *Dendrotelis*) species, on the basis of seed and seedling morphometry. *Genetic Resources and Crop Evolution* 46 (5): 505-519.
- GORISSEN, A. & COTRUFO, M.F. 2000. Decomposition of leaf and root tissue of three perennial grass species grown at two levels of atmospheric CO₂ and N supply. *Plant and Soil* 224: 75-84.

- GOSZ, J.R. 1984. Biological Factors Influencing Nutrient Supply in Forest Soils. En: *Nutrition of Plantation Forests*. G.D. Bowen & E.K.S. Nambiar (Eds). Academic Press. 119-146.
- GRANT, W.D. & LONG, P.E. 1989. Microbiología Ambiental. Ed. Acribia, S.A. Zaragoza. 222 pp.
- GRAVES, J.D.; WATKINS, N.K.; FITTER, A.H.; ROBINSON, D. & SCRIMGEOUR, C. 1997. Intraspecific transfer of carbon between plants linked by a common mycorrhizal network. *Plant and Soil* 192: 153-159.
- GRAY, J.T. & SCHLESINGER, W.H. 1981. Nutrient Cycling in Mediterranean Type Ecosystems. En: *Resource Use by Chaparral and Matorral. Ecological Studies* 39. P.C. Miller (Eds). Springer-Verlag. New York. 259-284.
- GREENHILL, N.B. & PEVERILL, K.I. 1977. Determination of cation exchange capacity of soils using ammonia and chloride electrodes. *Soil Sci. Plant Analysis* 8 (7): 579-589.
- GREENLAND, D.J. & KOWALL, J.L.M. 1960. Nutrient content of the moist tropical forest of Ghana. *Plant and Soil* 12: 154-174.
- GUTIÉRREZ MAÑERO, F.J. 1980. Modificaciones en la microflora edáfica del ciclo del nitrógeno inducidas por *Myrica gale* L. Tesina de licenciatura. Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad Complutense de Madrid. 161 pp.
- GUTIÉRREZ MAÑERO, F.J. 1987. Estudios sobre la influencia de *Myrica gale* en la microflora edáfica del ciclo del nitrógeno. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad Complutense de Madrid. 339 pp.
- GUTIÉRREZ MAÑERO, F.J. & BERMÚDEZ DE CASTRO, F. 1983. Modificaciones de la microflora edáfica del ciclo del nitrógeno bajo *Myrica gale* L. *An. Edafol. Agrobiol.* 42: 1233-1244.
- GUTIÉRREZ MAÑERO, F.J.; PROBANZA, A.; POZUELO GONZÁLEZ, J.M.; & LLINARES, F. 1994. Effects of nodular extracts of *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. on ammonification and CO₂ production in different soils. *Orsis* 9: 3-12.
- GUTIÉRREZ MAÑERO, F.J.; POZUELO GONZÁLEZ, J.M.; LUCAS, J.A. & PROBANZA, A. 1995. Effects of nodular extracts of *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. on nitrogen fixation (acetylene reduction assay) and denitrification in different soils. *Orsis* 10: 17-23.
- GUTIÉRREZ MAÑERO, F.J.; PROBANZA, A.; LUCAS, J.A.; & ACERO, N. 1996. The influence of native rhizobacteria on european alder [*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.]] growth. II. Characterization of growth promoting and growth inhibiting strains. *Plant and Soil* 218: 67-74.
- HAMLEN R.A.; LUKECIK, F.L. & BLOOM, J.R. 1972. Influence of age and stage of development on the neutral carbohydrate components in root exudates from alfalfa plants grown in a genobiotic environment. *Can. J. Plant Sci.* 25: 633-642.
- HAMMEL, K.E. 1997. Fungal Degradation of Lignin. En: *Driven by Nature: Plant Litter Quality and Decomposition*. G. Cadish & K.E. Giller (Eds.). CABI Publishing. 125-134.
- HARMAN, H.H. 1967. Modern Factor Analysis. Ed. Univ. Chicago Press. Chicago. 133 pp.

- HARMAN, H.M. 1999. The effect of variability in the phenology of the reproductive stages of Scotch broom (*Cytisus scoparius*) on the synchronization of the life stages of broom seed beetle (*Bruchidius villosus*), a biological control agent in New Zealand. *Biological Control* 15 (3): 228-234.
- HART, S.C.; FIRESTONE, M.K. & PAUL, E.A. 1992. Decomposition and nutrient dynamics of ponderosa pine needles in a mediterranean-type climate. *Can. J. For. Res.* 22: 306-314.
- HASSINK, J. & DALENBERG, J.W. 1996. Decomposition and transfer of plant residue ¹⁴C between size and density fractions in soil. *Plant and Soil* 179: 159-169.
- HAYES, A.J. 1965. Studies on the decomposition of coniferous leaf litter. *J. Soil Sci.* 16: 121-140.
- HEAL, O.W.; ANDERSON, J.M. & SWIFT, M.J. 1997. Plant Litter Quality and Decomposition: An Historical Overview. En: *Driven by Nature: Plant Litter Quality and Decomposition*. G. Cadish & K.E. Giller (Eds.). CAB International Publishing. Wallingford. 3-32.
- HEIJNEN, C.E. & VAN VEEN, J.A. 1991. A determination of protective microhabitats for bacteria introduced into soil. *FEMS Microbiol. Ecol.* 85: 73-80.
- HEINEMAN, A.M.; OTIENO, H.J.O.; MENGICH, E.K. & AMADALO, B.A. 1997. Growth and yield of eight agroforestry tree species in line plantings in Western Kenya and their effect on maize yields and soil properties. *Forest Ecol. Manag.* 91: 103-135.
- HELGERSON, O.T.; GORDON, J.C. & PERRY, D.A. 1984. N₂ fixation by red alder (*Alnus rubra*) and scotch broom (*Cytisus scoparius*) planted under precommercially thinned Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*). *Plant and Soil* 78 (1-2): 221-233.
- HELLMANN, B., ZELLES L.; PALOJÄRVI, A. & BAI, Q. 1997. Emission of climate-relevant trace gases and succession of microbial communities during open-windrow composting. *Appl. Environ. Microbiol.* 63 (3): 1011-1018.
- HERNÁNDEZ, M.I.; GALLARDO, J.F.; SANTA REGINA, I. & QUILCHANO, C. 1992. Decomposition rate of *Quercus rotundifolia* leaves in an evergreen oak forest of the Duero Basin (Province of Zamora, Spain). *Vegetatio* 99-100: 259-262.
- HERNÁNDEZ, M.I.; SANTA REGINA, I. & GALLARDO, J.F. 1995. Dynamics of bioelements during leaf decomposition in three forest ecosystems of semiarid climate in the Duero Basin. *Arid Soil Research and Rehabilitation* 9: 437-455.
- HERVAS, A. & LUCH, C. 1991. Ecología de *Rhizobium* en el Suelo. En: *Aportaciones a la Biología de la Fijación del Nitrógeno Atmosférico*. M. Megías; A.J. Palomares & F.R. Berraquero (Eds.). Secretariado de Publicaciones, Universidad de Sevilla. Sevilla. 357-370.
- HILTNER, L. 1904. Über neuere Erfahrungen und Probleme auf dem Gebiet der Bodenbakteriologie und unter besonderer Berücksichtigung der Gründüngung und Brache. *Arb. Dtsch. Landw. Ges.* 98: 59-78.
- HÖFER, H.; MARTIUS, C. & BECK, L. 1996. Decomposition in a Amazonian rain forest after experimental litter addition in small plots. *Pedobiología* 40: 570-576.

- HÖHNE, H. 1962. Vergleichende Untersuchungen über Mineralstoff - und Stickstoffgehalt sowie Trockensubstanzproduktion von Waldbodenpflanzen. *Arch. Forstw.* 11: 1085-1141.
- HOLLAND, E.A. & COLEMAN, D.C. 1987. Litter placement effects on microbial and organic matter dynamics in an agroecosystem. *Ecology* 68: 425-433.
- HOOVER, D.U. & VITOUSEK, P.M. 1997. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science* 277 (5330): 1798-1800.
- HORNER, J.D.; GOSZ, J.R. & CATES, R.G. 1988 the role of carbon based metabolites in decomposition in terrestrial ecosystems. *Am. Nat.* 132: 869-883.
- HOUGHTON, R.A. & WOODWELL, G.M. 1989. Cambio climático global. *Investigación y Ciencia* 153: 8-17.
- HU, S. & VAN BRUGGEN, A.H.C. 1997. Microbial dynamics associated with multiphasic decomposition of ¹⁴C-labeled cellulose in soil. *Microb. Ecol.* 33: 134-143.
- HUNT, H.W. 1977. A simulation model for decomposition in grasslands. *Ecology* 58: 469-484.
- HUNT, H.W.; INGHAM, E.R.; COLEMAN, D.C. & REID, C.P.P. 1988. Nitrogen limitation of production and decomposition in prairie, mountain and pine forest. *Ecology* 69: 1009-1016.
- I.G.N. 1985. Mapa Topográfico Nacional, 508-III (18-20); 1: 25.000; Cercedilla. Ed. Instituto Geográfico Nacional. Madrid.
- INDERJIT, A.U.M. 1997. Effect of phenolic compounds on selected soil properties. *Forest Ecol. Manag.* 92: 11-18.
- I.T.G.M. 1990. Mapa Geológico de España, 508 (18-20); 1: 50.000; Cercedilla. Ed. Instituto Tecnológico Geominero de España. Madrid. 104 pp.
- IZCO, J. 1984. Madrid Verde. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación (Eds.). Comunidad de Madrid. 460 pp.
- JACKSON, M.L. 1958. Soil Chemical Analysis. N.J. Englewood Cliffs (Eds.). Prentice-Hall, Inc. 57-81.
- JANSSEN, B.H. 1996. Nitrogen mineralization in relation to C:N ratio and decomposability of organic materials. *Plant and Soil* 181: 39-45.
- JANSSON, P.E. & BERG, B. 1985. Temporal variation of litter decomposition in relation to simulated soil climate. Long-term decomposition in a Scots pine forest. *Can. J. Bot.* 63: 1008-1016.
- JARVIS, S.C. 1996. Future trends in nitrogen research. *Plant and Soil* 181: 47-56.
- JINGGUO, W. & BAKKEN, L.R. 1997. Competition for nitrogen during decomposition of plant residues in soil: effect of spatial placement of N-rich and N-poor plant residues. *Soil Biol. Biochem* 29 (2): 153-162.

- JORDAN, D.C. 1982. Transfer of *Rhizobium japonicum* Buchanan 1980 to *Bradyrhizobium* gen. nov., a genus of slow-growing, root nodule bacteria from leguminous plants. *Int. J. Syst. Bacteriol.* 32: 136-139.
- JORDAN, D.C. 1984. Family III. *Rhizobiaceae* Conn 1938, 321^{AL}. En: *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*. Vol. I. N.R. Krieg & J.G. Holt (eds.). Williams & Wilkins Co. Baltimore, London. 234-256.
- JOSLIN, J.D. & HENDERSON, G.S. 1987. Organic matter and nutrients associated with fine root turnover in a white oak stand. *Forest Sci.* 33 (2): 330-346.
- JUNG, G; BRUCKERT, S. & DOMMERGUES, Y. 1968. Étude comparée de diverses substances hydrosolubles extraites à partir de litières tropicales et tempérées. *Oecol. Plant.* 3: 237-253.
- KASS, D.C.L.; SYLVESTER-BRADLEY, R. & NYGREN, P. 1997. The role of nitrogen fixation and nutrient supply in some agroforestry systems of the Americas. *Soil Biol. Biochem.* 29 (5-6): 775-785.
- KASTING, J.F.; TOON, O.B. & POLLACK, J.J. 1988. Evolución del clima en los planetas terrestres. *Investigación y Ciencia* 139: 48-57.
- KEELING, C.D. 1997. Climate change and carbon dioxide: An introduction. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 94: 8273-8274.
- KERSHOW, K.E. 1973. Quantitative and Dynamic Plant Ecology. Ed. Arnold. London. 135 pp.
- KESTER, R.A.; MEIJER, M.E.; LIBOCHANT, A.; DE BOER, W. & LAANBROEK, H.J. 1997. Contribution of nitrification and denitrification to the NO and N₂O emission of an acid forest soil, a river sediment and a fertilized grassland soil. *Soil Biol. Biochem.* 29 (11-12): 1655-1664.
- KHANNA, P.K. 1997. Comparison of growth and nutrition of young monocultures and mixed stands of *Eucalyptus globulus* and *Acacia mearnsii*. *Forest Ecol. Manag.* 94: 105-113.
- KIM, C.; SHARIK, T.L. & JURGENSEN, F. 1995. Canopy cover effects on mass loss, and nitrogen and phosphorus dynamics from decomposing litter in oak and pine stands in northern Lower Michigan. *Forest Ecol. Manag.* 80: 13-20.
- KING, J.S.; ALLEN, H.L.; DOUGHERTY, P. & STRAIN, B.R. 1997. Decomposition of roots in loblolly pine: effects of nutrient and water availability and root size class on mass loss and nutrient dynamics. *Plant and Soil* 195: 171-184.
- KJELDAHL, J. 1883. Neue methode zur bestimmung des stickstoffs in organischen körpern. *Zeitschrift für Analytische Chemie* 22: 366-382.
- KLEB, H.R. & WILSON, S.D. 1997. Vegetation effects on soil resource heterogeneity in prairie and forest. *Am. Nat.* 150 (3): 283-298.
- KLEMMEDSON J.O.; MEIER C.E. & CAMPBELL R.E. 1985. Needle decomposition and nutrient release in ponderosa pine ecosystems. *Forest Sci.* 31 (3): 647-660.
- KRIEG, N.R. & HOLT, J.G. 1984. *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*. Vol I. Ed. Williams & Wilkins Co. Baltimore, London. 964 pp.

- KOOPMANS, C.J.; VAN DAM, D.; TIETEMA, A. & VERSTRATEN, J.M. 1997. Natural ^{15}N abundance in two nitrogen saturated forest ecosystems. *Oecologia* 111: 470-480.
- KUDEYAROV, V.N. 1981. Mobility of Fixed Ammonium in Soil. En: *Terrestrial Nitrogen Cycles*. F.E. Clark & T. Rosswall (Eds.). Stockholm. *Ecolog. Bull.* 33: 281-290.
- KURKA, A.M. & STARR, M. 1997. Relationship between decomposition of cellulose in the soil and tree stand characteristics in natural boreal forests. *Plant and Soil* 195: 273-281.
- KURZ, C.; COÛTEAUX, M.M. & THIÉRY, J.M. 2000. Residence time and decomposition rate of *Pinus pinaster* needles in a forest floor from direct field measurements under a mediterranean climate. *Soil Biol. Biochem* 32: 1197-1206.
- KUYKENDALL, L.D., SAXENA, B., DEVINE, T.E. & UDELL, S.E. 1992. Genetic diversity in *Bradyrhizobium japonicum* Jordan 1982 and a proposal for *Bradyrhizobium elkanii* sp. nov. *Can. J. Microbiol.* 38: 501-505.
- LADD, J.N. & JACKSON, R.B. 1982. Biochemistry of Ammonification. En: *Nitrogen in Agricultural Soils*. F.J. Stevenson (Eds.). American Society of Agronomy. Madison. Wisconsin, USA. 173-228.
- LANSAC, A.R.; ZABALLOS, J.P. & MARTÍN, A. 1994. Seasonal water potential changes and proline accumulation in mediterranean shrubland species. *Vegetatio* 113: 141-154.
- LATTER, P.M. & HARRISON, A.F. 1988. Decomposition of Cellulose in Relation to Soil Properties and Plant Growth. En: *Cotton Strip Assay an Index of Decomposition in Soils (ITE Symposium n° 24)*. A.F. Harrison; P.M. Latter & D.W.H. Walton (Eds.). Institute of Terrestrial Ecology, Merlewood Research Station, Grange-Over-Sands. Titus Wilson & Son Ltd. Great Britain. 68-71.
- LATTER, P.M. & WALTON, D.W.H. 1988. The Cotton Strip Assay for Cellulose Decomposition Studies in Soil: History of the Assay and Development. En: *Cotton Strip Assay an Index of Decomposition in Soils. (ITE Symposium n° 24)*. A.F. Harrison; P.M. Latter & D.W.H. Walton (Eds.). Institute of Terrestrial Ecology, Merlewood Research Station, Grange-Over-Sands. Titus Wilson & Son Ltd. Great Britain. 7-10.
- LAUDELOUT, H. & MEYER, J. 1954. Les Cycles D'éléments Minéraux et de Matière Organique en Forêt Équatoriale Congolaise. 5° Congr. *Intern. Sci. Sol. Léopoldville* 2: 267-272.
- LEHNINGER, A.L. 1983. Bioquímica. Ed. Omega, S.A. Barcelona. 1117 pp.
- LEONARDI, S.; SANTA REGINA, I.; RAPP, M.; GALLEGGO, H.A. & RICO, M. 1996. Biomass, litterfall and nutrient content in *Castanea sativa* coppice stands of southern Europe. *Ann. Sci. For.* 53: 1071-1081.
- LECHTOVA-TRNKA, M. 1931. Étude sur les Bactéries des Légumineuses et observations sur quelques Champignons parasites des Nodosités. *Le Botaniste* 23: 301-530.
- LETEY, J. 1985. Relationship between soil physical properties and crop production. *Adv. Soil. Sci.* 1: 277-294.

- LINDSTRÖM, K.; VAN BERKUM, P.; GILLIS, M.; MARTÍNEZ, E.; NOVIKOVA, N. & JARVIS, B. 1995. Report from the Roundtable on *Rhizobium* taxonomy. En: *Nitrogen Fixation: Fundamentals and Applications*. I.A. Tikhonovich; N.A. Provorov; V.I. Romanov & W.E. Newton (Eds.). Dordrecht, Kluwer. 807-810.
- LLINARES, F. 1990. Densidad y actividad de los microorganismos del ciclo del nitrógeno bajo el dosel de *Eleagnus angustifolia* L. Memoria de licenciatura. Universidad Complutense de Madrid. 137 pp.
- LLINARES, F. 1993. Regulación del ciclo del nitrógeno a nivel edáfico por *Eleagnus angustifolia* L. y *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. Tesis doctoral. Universidad Complutense de Madrid. 251 pp.
- LLUSIA, J. & PEÑUELAS, J. 2000. Seasonal patterns of terpene content and emission from seven mediterranean woody species in field conditions. *Am. J. Bot.* 87 (1): 133-140.
- LÓPEZ GONZÁLEZ, G. 1991. La Guía de Incafo de los Árboles y Arbustos de la Península Ibérica. Tercera edición. Jardín Botánico-C.S.I.C. Incafo, S.A. Madrid. 866 pp.
- LÓPEZ RITAS, J. & LÓPEZ MELIDA, J. 1990. El Diagnóstico de Suelos y Plantas (Métodos de Campo y Laboratorio). Ed. Mundiprensa. Madrid. 363 pp.
- LÓPEZ, F.; SERRANO, J.M. & ACOSTA, F.J. 1992. Intense reactions of recruitment facing unusual stimuli in *Messor barbarus* (L.) (Hymenoptera, Formicidae). *Dtsch. ent. Z., N. F.* 39 (1-3): 135-142.
- LOSSAINT, P. 1973. Soil-Vegetation Relationships in Mediterranean Ecosystems of Southern France. En: *Mediterranean Type Ecosystems: Origen and Structure*. F. Di Castri & H.A. Mooney (Eds.). Springer-Verlag. New York. 199-210.
- LORDUY, E. 1984. Ganaderías de lombrices. *Campo y Mecánica* Septiembre: 14-16.
- LOUSIER, J.D. & PARKINSON, D. 1976. Litter decomposition in a cool temperate deciduous forest. *Can. J. Bot.* 54: 419-436.
- LOUSIER, J.D. & PARKINSON, D. 1978. Chemical element dynamics indecomposing leaf litter. *Can. J. Bot.* 56: 2795-2812.
- LOUZADA, J.N.C.; SCHOEREDER, J.H. & DE MARCO, JR.P. 1997. Litter decomposition in semideciduous forest and *Eucalyptus* spp. crop in Brazil: a comparison. *Forest Ecol. Manag.* 94 (1-3): 31-36.
- LUCAS, J.A. 1998. Estudio de la interacción planta-suelo-microorganismo y su aplicación en la mejora de la producción primaria de *Lupinus* sp. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Experimentales y Técnicas. Universidad San Pablo CEU de Madrid. 446 pp.
- LUNDMARK-THELIN, A. & JOHANSSON, M.B. 1997. Influence of mechanical site preparation on decomposition and nutrient dynamics of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) needle litter and slash needles. *Forest Ecol. Manag.* 96 (1-2): 13-26.
- LYNCH, J.M. 1987. Promotion and interactions in the rhizosphere. AFRC Institute of Horticultural Research Soil Microorganisms. *Soil Microbial Society of Japan* 30: 33-41.
- LYNCH, J.M. 1990. The Rhizosphere. Ed. John Wiley & Sons, Inc. Chichester. 458 pp.

- LYTLE, D.E. & CRONAN, C.S. 1998. Comparative soil CO₂ evolution, litter decay, and root dynamics in clearcut and uncut spruce-fir forest. *Forest Ecol. Manag.* 103: 121-128.
- MANGENOT, F. 1966. Étude microbiologique des litières (commentaires sur les données expérimentales recueillies à l'E.N.S.A.N. depuis 1963). Nancy. *Bull. Éc. Nation. Sup. Agron.* 8: 113-125.
- MARAUN, M. & SCHEU, S. 1996. Seasonal changes in microbial biomass and activity in leaf litter layers of beech (*Fagus sylvatica*) forest on a basalt-limestone gradient. *Pedobiología* 40: 21-31.
- MARGALEF, R. 1989. Ecología. Ed. Omega, S.A. Barcelona. 951 pp.
- MARINISSEN, J.C.Y. & DIDDEN, W.A.M. 1997. Influence of the enchytraeid worm *Buchholzia appendiculata* on aggregate formation and organic matter decomposition. *Soil Biol. Biochem.* 29 (3-4): 387-390.
- MARINISSEN, J.C.Y. & HILLENAR, S.I. 1997. Earthworm-induced distribution of organic matter in macro-aggregates from differently managed arable fields. *Soil Biol. Biochem.* 29 (3-4): 391-395.
- MARTÍN BOLAÑOS, M. & GUINEA, E. 1949. Jarales y jaras (Cistografía hispánica). *Bol. Inst. Fores. Invest. Experiencias* 49 (1): 1-228.
- MARTÍN, A.; SANTA REGINA, I. & GALLARDO, J.F. 1994. Ciclos Biogeoquímicos en un Bosque Perenne de Encina (*Quercus rotundifolia*) en las Proximidades de Salamanca (España): Retorno Potencial. En: *Biogeoquímica de Ecosistemas. XI Simposium Internacional de Biogeoquímica Ambiental (Salamanca)*. J.F. Gallardo Lancho (Eds.). Conserjería de Medio Ambiente de la Junta de Castilla León. Valladolid. 151-160.
- MARTÍN, A.; GALLARDO, J.F. & SANTA REGINA, I. 1997. Long-term decomposition process of leaf litter from *Quercus pyrenaica* forests across a rainfall gradient (Spanish Central System). *Ann. Sci. Forestieres* 54: 191-202.
- MARTÍNEZ-ROMERO, E., SEGOVIA, L., MERCANTE, F.M., FRANCO, A.A., GRAHAM, P. & PARDO, M.A. 1991. *Rhizobium tropici*, a novel species nodulating *Phaseolus vulgaris* L. beans and *Leucaena* sp. trees. *Int. J. Syst. Bacteriol.* 41: 417-426.
- MARY, B.; RECOUS, S.; DARWIS, D. & ROBIN, D. 1996. Interactions between decomposition of plant residues and nitrogen cycling in soil. *Plant and Soil* 181: 71-82.
- MATEUS, C.L. 1997. Interacciones del aliso *Alnus acuminata* H.B.K. en el sistema suelo-planta y su efecto en el ciclo del nitrógeno. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad Complutense de Madrid. 150 pp.
- McCLAUGHERTY, C.A.; ABER, J.D. & MELILLO, J.M. 1982. The role of fine roots in the organic matter and nitrogen budgets of two forested ecosystems. *Ecology* 63: 1481-1490.
- McCLAUGHERTY, C.A.; ABER J.D. & MELILLO, J.M. 1984. Decomposition dynamics of the roots in forested ecosystems. *Oikos* 42: 378-388.
- McCLAUGHERTY, C.A.; PASTOR, J.; ABER, J.D. & MELILLO, J.M. 1985. Forest litter decomposition in relation to soil nitrogen dynamics and litter quality. *Ecology* 66: 266-275.

- McCLAUGHERTY, C.A. & BERG, B. 1987. Cellulose, lignin and nitrogen concentrations as rate regulating factors in late stages of forest litter decomposition. *Pedobiologia* 30: 101-112.
- McLEAN, E.O. 1982. Soil pH and Lime Requirement. En: *Methods of Soil analysis. Part 2. Chemical and Microbiological Properties -- Agronomy. Monograph n° 9*. A.L. Page; R.H. Miller & D.R. Keeney (Eds.). American Society of Agronomy -- Soil Science. Society of America. Madison, Wisconsin, USA. 199-224.
- MEENTMEYER, V. 1978. Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates. *Ecology* 59: 465-472.
- MELÉNDEZ, B. & FUSTER, J.M. 1984. Geología. Ed. Paraninfo. Madrid. 911 pp.
- MENGEL, K. 1996. Turnover of organic nitrogen in soils and its availability to crops. *Plant and Soil* 181: 83-93.
- MILHAM, P.J.; AWAD, A.S.; PAULL, R.E. & BULL, J.H. 1970. Analysis of plants, soils and waters for nitrate by using an ion-selective electrode. *Analyst* 95: 751-757.
- MILLER, G.A.; RIECKEN, F.F. & WALTER, N.F. 1975. Use of an ammonia electrode for determination of cation exchange capacity in soil studies. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 39: 372-373.
- MINISTERIO DE AGRICULTURA. 1977. Mapa de Cultivos y Aprovechamientos, 508 (18-20), 1:50.000; Cercedilla. Ed. Dirección General de la Producción Agraria. Madrid. 45 pp.
- MITCHELL, D.T.; COLEY, P.G.; WEBB, S. & ALLSOPP, N. 1986. Litterfall and decomposition processes in the coastal fynbos vegetation, south-western cape, South Africa. *J. Ecol.* 74: 977-993.
- MOLINILLO, M.; LASANTA, T. & GARCÍA RUIZ, J.M. 1997. Managing mountainous degraded landscapes after farmland abandonment in the Central Spanish Pyrenees. *Environ. Manag.* 21 (4): 587-598.
- MONTURIOL, F. & ALCALÁ DEL OLMO, L. 1990a. Mapa de Asociaciones de Suelos de la Comunidad de Madrid, 1: 200.000. Ed. Instituto de Edafología y Biología Vegetal del C.S.I.C. Consejería de Agricultura y Cooperación de la Comunidad de Madrid. Madrid. 71 pp.
- MONTURIOL, F. & ALCALÁ DEL OLMO, L. 1990b. Mapa de Capacidad Potencial de Uso Agrícola de la Comunidad de Madrid, 1: 200.000. Ed. Instituto de Edafología y Biología Vegetal del C.S.I.C. Consejería de Agricultura y Cooperación de la Comunidad de Madrid. Madrid.
- M.O.P.T. 1992. Guía para la Elaboración de Estudios del Medio Físico. Ministerio de Obras Públicas y Transportes (Eds.). Madrid. 809 pp.
- MOREL, R. 1989. Les Sols Cultivés. Ed. Lavoisier. Paris.
- MORO, M.J. 1992. Desfronde, descomposición y fijación de nitrógeno en una microcuenca con repoblación joven de coníferas y matorral de *Cistus laurifolius* y *Adenocarpus decorticans* en la Sierra de los Filabres (Almería). Tesis doctoral. Facultad de Ciencias. Universidad de Alicante. 463 pp.

- MORO, M.J.; DOMINGO, F. & BERMÚDEZ DE CASTRO, F. 1992. Acetylene reduction activity (ARA) by the shrub legume *Adenocarpus decorticans*. Boiss. in Southern Spain (Almería). *Acta Oecologica* 13 (3): 325-333.
- MORO, M.J.; DOMINGO, F. & BERMÚDEZ DE CASTRO, F. 1994. Flujos de Materia Orgánica y Nitrógeno en Dos Arbustos Mediterráneos Estudiados en una Microcuenca en Sierra de Filabres (Almería). En: *Biogeoquímica de Ecosistemas. XI Simposium Internacional de Biogeoquímica Ambiental (Salamanca)*. J.F. Gallardo Lancho (Eds.). Conserjería de Medio Ambiente de la Junta de Castilla León. Valladolid. 217-229.
- MORO, M.J.; DOMINGO, F. & ESCARRÉ, A. 1996. Organic matter and nitrogen cycles in a pine afforested catchment with a shrub layer of *Adenocarpus decorticans* and *Cistus laurifolius* in south-eastern Spain. *Ann. Bot.* 78: 675-685.
- MORO, M.J.; PUGNAIRE, F.I.; HAASE, P. & PUIGDEFÁBREGAS, J. 1997. Effect of the canopy of *Retama sphaerocarpa* on its understorey in a semiarid environment. *Functional Ecology* 11: 425-431.
- MORO, M.J. & DOMINGO, F. 2000. Litter decomposition in four woody species in a mediterranean climate: weight loss, N and P dynamics. *Ann. Bot.* 86: 1065-1071.
- MULDER, E.G.; LIE, E.G. & HOUWERS, A. 1977. The Importance of Legumes under Temperate Conditions. En: *A Treatise on Dinitrogen Fixation. Section IV: Agronomy and Ecology*. R.W.F. Hardy & A.H. Gibson (Eds.). John Wiley & Sons, Inc. New York. 221-242.
- MUMMEY, D.; SMITH, J.L. & BOLTON, H. 1997. Small-scale spatial and temporal variability of N₂O flux from a shrub-steppe ecosystem. *Soil Biol. Biochem* 29 (11-12): 1699-1706.
- MUNNS, D.N. 1977. Mineral Nutrition and the Legume Symbiosis. En: *A Treatise on Dinitrogen Fixation. Section IV: Agronomy and Ecology*. R.W.F. Hardy & A.H. Gibson (Eds.). John Wiley & Sons, Inc. New York. 353-391.
- MUSACCHIO, A.; FIORETTO, A.; PALERMO, A.M.; GUZZO, S. & PELLEGRINO, G. 1996. Contribution of the litter and superficial soil layer to N₂ fixation, denitrification and N₂O and CH₄ emissions in a *Pinus laricio* Poiret forest (Sila mountains, Italy). *Pedobiologia* 40: 302-310.
- MUYS, B. & GRANVAL, P.H. 1997. Earthworms as bio-indicators of forest site quality. *Soil Biol. Biochem* 29 (3-4): 323-328.
- NAKAS, J.P. & KLEIN, D.A. 1980. Mineralization capacity of bacteria and fungi from the rhizosphere-rhizoplane of a semiarid grassland. *Appl. Environ. Microbiol.* 39: 113-117.
- NELSON, D.W. & SOMMERS, L.E. 1982. Total Carbon, Organic Carbon, y Organic Matter. En: *Methods of Soil Analysis. Part 2. Chemical and Microbiological Properties -- Agronomy. Monograph n° 9*. A.L. Page; R.H. Miller & D.R. Keeney (Eds.). American Society of Agronomy -- Soil Science. Society of America. Madison, Wisconsin, USA. 595-624.
- NEWBOULD, P. 1981. Terrestrial Nitrogen Cycles: Problems, Present Knowledge and Future Research Needs. En: *Terrestrial Nitrogen Cycles*. F.E. Clark & T. Rosswall (Eds.). Stockholm. *Ecol. Bull.* 33: 671-691.
- NOMMIK, H. 1956. Investigations on denitrification in soil. *Acta Agric. Scand.* 6 (2): 195-228.

- NORDIN, A. & NÄSHOLM, T. 1997. Nitrogen storage forms in nine boreal understorey plant species. *Oecologia* 110: 487-492.
- NÚÑEZ OLIVENZA, E.; MARTÍNEZ ABAIJAR, J. & ESCUDERO GARCÍA, J.C. 1993. Litterfall and nutrient flux in *Cistus ladanifer* L. shrubland in SW Spain. *Acta Oecologica - Inter. J. Ecol.* 14 (3): 361-369.
- NYKVIST, N. 1963. Leaching and decomposition of water soluble organic substances from different types of leaf and needle litters. *Stud. For. Succ.* 3: 3-31.
- O'CONNELL, A.M. 1987. Litter dynamics in karri (*Eucalyptus diversicolor*) forests of south-western Australia. *J. Ecol.* 75: 781-796.
- O'CONNELL, A.M. 1997. Decomposition of slash residues in thinned regrowth eucalypt forest in western Australia. *J. App. Ecol.* 34 (1): 111-122.
- OKAZAKI, R.; SMITH, H.W. & MOODIE, C.D. 1963, Hydrolisis and salt retention errors in conventional cation-exchange capacity procedures. *Soil Sci.* 96: 205-209.
- OLIVER, L.E. 1990. Entradas de nitrógeno en un pastizal oligotrófico mediterráneo. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad Complutense de Madrid. 265 pp.
- OLIVER, L.E. & BERMÚDEZ DE CASTRO, F. 1996. Fijación libre de nitrógeno en un pastizal oligotrófico mediterráneo de España. *Bol. R. Soc. Esp. His. Nat. (Sec. Biol.)* 92 (1-4): 5-14.
- OLIVER, L.E; PÉREZ CORONA, M.E. & BERMÚDEZ DE CASTRO, F. 2000. Descomposición de Hojarasca de Leguminosas y Gramíneas en un Pastizal Oligotrófico Mediterráneo. En: *III Reunión Ibérica de Pastos y Forrajes*. Consellería de Agricultura, Ganadería e Política Agroalimentaria (Eds.). Xunta de Galicia. A Coruña. 152-158.
- OLIVER, L.E; PÉREZ CORONA, M.E. & BERMÚDEZ DE CASTRO, F. 2001. Degradación de la hojarasca en un pastizal oligotrófico mediterráneo del Centro de la Península Ibérica. *Anales de Biología* (en prensa).
- OLSON, J.S. 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* 44: 322-331.
- O'NEILL, E.G. 1994. Responses of soil biota to elevated atmospheric carbon dioxide. *Plant and Soil* 165: 55-65.
- OWEN, S.; BOISSARD, C.; STREET, R.A.; DUCKHAM, S.C.; CSIKY, O. & HEWITT, C.N. 1997. Screening of 18 mediterranean plant species for volatile organic compound emissions. *Atmospheric Environ.* 31 (1): 101-117.
- PAQUIN, P. & CODERRE, D. 1997. Changes in soil macroarthropod communities in relation to forest maturation through three successional stages in the Canadian boreal forest. *Oecologia* 112: 104-111.
- PARDO, F.; GIL, L. & PARDOS, J.A. 1997. Field study of beech (*Fagus sylvatica* L.) and oak (*Quercus pyrenaica* Willd) leaf litter decomposition en the centre of the Iberian Peninsula. *Plant and Soil* 191: 89-100.

- PARKER, I.M. 1997. Pollinator limitation of *Cytisus scoparius* (Scotch broom), an invasive exotic shrub. *Ecology* 78 (5): 1457-1470.
- PARKER, C.A.; TRINICK, M.J. & CHATEL, D.L. 1977. Rhizobia as Soil and Rhizosphere Inhabitants. En: *A Treatise on Dinitrogen Fixation. Section IV: Agronomy and Ecology*. R.W.F. Hardy & A.H. Gibson (Eds.). John Wiley & Sons, Inc. New York. 311-352.
- PAUL, E.A. & CLARK, E.F. 1989. Soil Microbiology and Biochemistry. Ed. Academic Press, Inc. San Diego. 273 pp.
- PAUL, E.A. & JUMA, N.G. 1981. Mineralization and Immobilization of Soil Nitrogen by Microorganisms. En: *Terrestrial Nitrogen Cycles*. F.E. Clark & T. Rosswall (Eds.). Stockholm. *Ecolog. Bull.* 33: 179-195.
- PEDRAZA, J. DE. 1992. La Naturaleza del Guadarrama. En: *La Sierra de Guadarrama. Naturaleza Paisaje y Aire de Madrid*. Ed. C.M. Madrid. 109-126.
- PEÑUELAS, J. & ESTIARTE, M. 1997. Trends in plant carbon concentration and plant demand for N throughout this century. *Oecologia* 109: 69-73.
- PÉREZ CORONA, M.E.; GARCÍA CIUDAD, A.; GARCÍA CRIADO, B. & VÁZQUEZ DE ALDANA, B.R. 1995. Patterns of aboveground herbage production and nutritional quality structure on semiarid grasslands. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* 26 (9-10): 1323-1341.
- PÉREZ HERNÁNDEZ, M.C. 1996. Entradas biológicas de nitrógeno en un bosque ripario. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad Complutense de Madrid. 156 pp.
- PETERSON, D.J. & PRASAD, R. 1998. The biology of Canadian weeds. 109. *Cytisus scoparius* (L.). Link. *Can. J. Plant Sci.* 78 (3): 497-504.
- POCHON, J. & TARDIEUX, P. 1962. Techniques D'Analyse en Microbiologie du Sol. Editions de la Tourelle. Saint Mandé, Seine. 116 pp.
- PORTA, J; LÓPEZ ACEVEDO, M. & ROQUERO DE LABURU, C. 1999. Edafología para la Agricultura y el Medio Ambiente. Ed. Mundi-prensa. Madrid. 849 pp.
- POZUELO GONZÁLEZ, J.M. 1984. Modificaciones estacionales de la microflora edáfica de los ciclos del carbono y del nitrógeno bajo *Myrica gale* L. Tesina de licenciatura. Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad Complutense de Madrid. 178 pp.
- POZUELO GONZÁLEZ, J.M.; GUTIÉRREZ MAÑERO, F.J.; LLINARES, F. & BERMÚDEZ DE CASTRO, F. 1992. Densidad y actividad de microorganismos del ciclo del carbono bajo el dosel de *Myrica gale* L. *Microbiología SEM*. 8: 32-39.
- POZUELO GONZÁLEZ, J.M.; GUTIÉRREZ MAÑERO, F.J.; PROBANZA, A.; ACERO, N. & BERMÚDEZ DE CASTRO, F. 1995. Effects of Alder (*Alnus glutinosa* L. Gaertn.) roots on distribution of proteolytic, ammonifying and nitrifying bacteria in soil. *Geomicrobiol. J.* 13: 129-138.
- PROBANZA, A. 1994. Interacciones de *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn con su rizosfera bajo distintas condiciones. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad Complutense de Madrid.

- PUIG, M. 1978. Factores que afectan la respiración y la capacidad fijadora de nitrógeno de suelos con paja incorporada. Tesis doctoral. Escuela Técnica Superior de Ingenieros Agrónomos. Universidad Politécnica de Madrid. 249 pp.
- QUINTERO, J.S. & ATAROFF, M. 1998. Contenido y flujos de nitrógeno en la biomasa y hojarasca de un cafetal a plena exposición solar en los Andes venezolanos. *Rev. Fac. Agron. (LUZ)* 15: 501-114.
- RAICH, J.W.; RUSSELL, A.N. & VITOUSEK, P.M. 1997. Primary productivity and ecosystem development along an elevational gradient on Mauna Loa, Hawaii. *Ecology* 78 (3): 707-721.
- RAMADE, F. 1977. Elementos de Ecología Aplicada. Ed. Mundiprensa. Madrid. 581 pp.
- RAMOS, B. 1995. Interacción rizosférica de *Elaeagnus angustifolia* L. con microorganismos del ciclo del nitrógeno. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad Complutense de Madrid. 124 pp.
- RAPP, M.; SANTA REGINA, I.; RICO, M. & GALLEGO, H.A. 1999. Biomass, nutrient content, litterfall and nutrient return to the soil in mediterranean oak forests. *For. Ecol. Manag.* 119: 39-49.
- READ, D.J. & MITCHELL D.T. 1983. Decomposition and Mineralization Processes in Mediterranean Type Ecosystems and in a Heathland of Similar Structure. En: *Mediterranean Type Ecosystems: The Role of Nutrients*. F.J. Kruger; D.T. Mitchell & J. Jarvis (Eds). New York. Springer Verlag.
- REDMON, S.G.; FORREST, T.G. & MARKIN, G.P. 2000. Biology of *Bruchidius villosus* (Coleoptera: Bruchidae) on Scotch broom in North Carolina. *Florida Entomologist* 83 (3): 242-253.
- REILLE, K.A.; BANKS, M.K. & SCHWAB, A.P. 1996. Dissipation of polycyclic aromatic hydrocarbons in the rhizosphere. *J. Environmen. Qual.* 25 (2): 212-219.
- REMACLE, J. & DE LEVAL, J. 1975. L'application des indices de richesse et d'activité pour la caractérisation microbiologique des sols. *Rev. Ecol. Biol. Sol.* 12: 193-199.
- RICHTER, M.; MASSEN, G. & MIZUNO, I. 1973. Total organic carbon and "oxidable" organic carbon by the Walkey-Black procedure in some soils of the Argentine Pampa. *Agrochimica* 17 (5): 462-473.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S. 1982. Etages bioclimatiques, secteurs chorologiques et séries de végétation de L'Espagne Méditerranéenne. *Ecología Mediterránea* 8: 275-288.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S. 1992. La Vegetación de la Sierra de Guadarrama. En: *La Sierra de Guadarrama. Naturaleza Paisaje y Aire de Madrid*. Ed. C.M. Madrid. 167-195.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S. & CANTÓ, P. 1987. Datos sobre la vegetación de las Sierras de Guadarrama y Malagón. *Lazarca* 7: 235-257.
- ROBERTSON, J.G.; WELLS, B.; BISSELING, T.; FARNDEN, K.J.F. & JOHNSTON, W.A.B. 1984. Immunogold localization of leghemoglobin in cytoplasm in nitrogen-fixing root nodules of pea. *Nature* 311: 254-256.

- ROBLES, C.; DUTOIT, T. & BONIN, G. 1998. Inhibition mechanisms and successional processes: a case study of *Cistus albidus* L. in Provence. *Ecosis. Sust. Develop.* 1: 437-446.
- RODRÍGUEZ, A.; PERESTELO, F.; CARNICERO, A.; REGALADO, V.; PÉREZ, R.; DE LA FUENTE, G. & FALCÓN, M.A. 1996. Degradation of natural lignins and lignocellulosic substrates by soil-inhabiting fungi imperfecti. *FEMS Microbiol. Ecol.* 21: 213-219.
- RODRÍGUEZ BARRUECO, C. 1988. Host Endophyte Specificity in *Frankia* Symbiosis. En: *Biological Nitrogen Fixation. Recent Developments*. N.S. Subba Rao (Eds.). Oxford & IBH Publ. Co. New Delhi. 283-310.
- RODRÍGUEZ BARRUECO, C.; MacKINTOSH, A.H. & BOND, G. 1970. Some effects of combined nitrogen on the nodule symbioses of *Casuarina* and *Ceanothus*. *Plant and Soil* 33: 129-139.
- RODRÍGUEZ BARRUECO, C.; SEVILLANO, F. & SUBRAMANIAM, P. 1985. La Fijación de Nitrógeno Atmosférico. Una Biotecnología en la Producción Agraria. Temas Monográficos nº 16. Centro de Edafología y Biología Aplicada (C.S.I.C.) Excmo. Diputación Provincial. Salamanca. 71 pp.
- RODRÍGUEZ MERINO, E.E.; ERREA, M.P. & LASANTA, T. 1998. Valoración de los recursos pastorales de campos abandonados de Camero Viejo (Sistema Ibérico Riojano). *Cuadernos de Investigación Geográfica* 14: 69-87.
- RODRÍGUEZ VENTURA, M. 1997. Valor nutritivo de arbustos forrajeros canarios. Tesis doctoral. Facultad de Veterinaria. Universidad de Las Palmas de Gran Canaria.
- ROSENZWEIG, M.L. 1968. Net primary productivity of terrestrial communities: prediction from climatological data. *Am. Nat.* 102: 67-74.
- ROSICH, D.; CASTELLO, A. & VALLEJO, V.R. 1989. Estudio del ciclo de la materia orgánica en un encinar continental de la depresión central catalana. *Options Méditerranéennes* 3: 173-177.
- ROSLEV, P.; IVERSEN, N. & HENRIKSEN, K. 1997. Oxidation and assimilation of atmospheric methane by soil methane oxidizers. *Appl. Environmen. Microbiol.* 63 (3): 874-880.
- ROSS, D.J.; TATE, K.R. & FELTHAM, C.W. 1996. Microbial biomass and C and N mineralization, in litter and mineral soil of adjacent montane ecosystems in a southern beech (*Nothofagus*) forest and a tussock grassland. *Soil Biol. Biochem.* 28 (12): 1613-1620.
- ROSSITER, R.C. 1966. Ecology of the mediterranean annual-types of pastures. *Adv. Agron.* 18: 1-56.
- ROVIRA, A.D. & DAVEY, C.B. 1974. Biology of the Rhizosphere. En: *The Plant Root and its Environment*. E.W. Carson (Eds.). Univ. Virginia Press. Charlottesville. 153-204.
- ROVIRA, P. & VALLEJO, V.R. 1997. Organic carbon and nitrogen mineralization under mediterranean climatic conditions: the effects of incubation depth. *Soil Biol. Biochem.* 29 (9-10): 1509-1520.
- ROVIRA, P. & VALLEJO, V.R. 2000. Decomposition of *Medicago sativa* debris incubated at different depths under Mediterranean climate. *Arid Soil Research and Rehabilitation* 14: 265-280.



- RUESS, L.; SANDBACH, P.; CUDLÍN, P.; DIGHTON, J. & CROSSLEY, A. 1996. Acid deposition in a spruce forest soil: effects on nematodes, mycorrhizas and fungal biomass. *Pedobiologia* 40: 51-66.
- RUIZ DEL CASTILLO, J. 1976. Contribución al estudio ecológico de la Sierra de Guadarrama. IV. La vegetación. Aspectos generales. *An. I.N.I.A. (Serie Rec. Nat.)* 2: 75-94.
- RUIZ, M. 1999. Estudio de las comunidades bacteriana rizosféricas de *Alnus glutinosa* (L) Gaertn: Aportación a aspectos sucesionales y de diversidad. Tesina de licenciatura. Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad Complutense de Madrid. 99 pp.
- SAGAR, B.F. 1988. Microbial Cellulases and their Action on Cotton Fibres. En: *Cotton Strip Assay: an Index of Decomposition in Soils (ITE Symposium nº 24)*. A.F. Harrison; P.M. Latter & D.W.H. Walton (Eds.). Institute of Terrestrial Ecology, Merlewood Research Station, Grange-Over-Sands. Titus Wilson & Son Ltd. Great Britain. 17-20.
- SAITÔ, T. 1965. Coactions between litter-decomposing hymenomycetes and their associated microorganisms during decomposition of beech litter. *Rep. Tohoku Univ.* 4 (31): 255-273.
- SANGER, L.J.; COX, P.; SPLATT, P.; WHELAN, M.J. & ANDERSON, J.M. 1997. The characterization of a lignin-derived matter fraction in soils developed under different vegetation types. *J. App. Ecol.* 34: 14-20.
- SANTA REGINA, I. 1995. Ciclos biogeoquímicos en bosques de la Sierra de Béjar (Salamanca). Retorno de bioelementos por medio del agua de lluvia. *Pirineos* 145-146: 65-80.
- SANTA REGINA, I. 2000. Biomass estimation and nutrient pools in four *Quercus pyrenaica* in Sierra de Gata Mountains, Salamanca, Spain. *For. Ecol. Manag.* 132: 127-141.
- SANTA REGINA, I. & TARAZONA, T. 1995. Dynamics of litter decomposition in two mediterranean climate zone forests of the Sierra de la Demanda, Spain. *Arid Soil Research and Rehabilitation* 9: 201-207.
- SANTA REGINA, I. & TARAZONA, T. 1999. Organic matter dynamics in beech and pine stands of mountainous mediterranean climate area. *Ann. For. Sci.* 56: 667-677.
- SANTA REGINA, I. & TARAZONA, T. 2000. Nutrient return to the soil through litterfall and throughfall under beech and pine stands of Sierra de la Demanda, Spain. *Arid Soil Research and Rehabilitation* 14: 239-252.
- SANTA REGINA, I. & TARAZONA, T. 2001. Nutrient cycling in a natural beech forest and adjacent planted pine in northern Spain. *Forestry* 74 (1): 11-28.
- SANTA REGINA, I.; SAN MIGUEL, C.; GALLARDO, J.F. & PÉREZ, C. 1986. Evolución y Velocidad de Descomposición de la Hojarasca en Tres Bosques en la Sierra de Béjar (Salamanca). Anuario 11. Centro de Edafología y Biología Aplicada de Salamanca. C.S.I.C. (Eds.). 217-231.
- SANTA REGINA, I.; LEONARDI, S.; HANCHI, A.; TARAZONA, T. & RAPP, M. 1999. Production and turnover of organic matter in three southern european *Fagus sylvatica* L. stands. *Pirineos* 153-154: 3-19.

- SANTAMARÍA, M.; GUTIÉRREZ NAVARRO, A.M. & CORZO, J. 1998. Lipopolysaccharide profiles from nodules as markers of *Bradyrhizobium* strains nodulating wild legumes. *Appl. Environ. Microbiol.* 64 (3): 902-906.
- SARMIENTO, G. 1984. Los Ecosistemas y la Ecosfera. Ed. Blume. Barcelona. 272 pp.
- SCHIMEL, D.S.; BRASWELL, B.H. & PARTON, W.J. 1997. Equilibration of the terrestrial water, nitrogen, and carbon cycles. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 94: 8280-8283.
- SCHLESINGER, W.H. 1977. Carbon balance in terrestrial detritus. *Ann. Rev. Ecol. Systematics* 8: 51-81.
- SCHLESINGER, W.H. 1985. Decomposition of chaparral shrub foliage. *Ecology* 66: 1353-1359.
- SCHLESINGER, W.H. & HASEY, M.M. 1981. Decomposition of chaparral shrub foliage: losses of organic and inorganic constituents from deciduous and evergreen leaves. *Ecology* 62 (3): 762-774.
- SCHMITZ, M.F. 1990. Análisis de la variación de microorganismos edáficos y de la fijación de nitrógeno de un pasto mediterráneo. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad Complutense de Madrid. 308 pp.
- SCHNEIDER, S.; GEBLER, A.; WEBER, P.; VON SENGBUSCH, D.; HANEMANN, U. & RENNENBERG, H. 1996. Soluble N compounds in trees exposed to high loads of N: A comparison of spruce (*Picea abies*) and beech (*Fagus sylvatica*) grown under field conditions. *New Phytol.* 134: 103-114.
- SEGOVIA, L., YOUNG, J.P.W. & MARTÍNEZ-ROMERO, E. 1993. Reclassification of american *Rhizobium leguminosarum* biovar. *phaseoli* type I strains in a new species, *Rhizobium etli* sp. nov. *Int. J. Syst. Bacteriol.* 43: 374-377.
- SETÄLÄ, H.; MARSHALL, V.G. & TROFYMOW, J.A. 1996. Influence of body size of soil fauna on litter decomposition and ¹⁵N uptake by poplar in a pot trial. *Soil Biol. Biochem* 28 (12): 1661-1675.
- SILVESTER, W.B. 1974. Ecological and Economic Significance of the Non-Legume Symbioses. Proc. 1st Int. Symposium on Nitrogen Fixation. W.E. Newton & C.J. Nyman (Eds.), Washington University Press. Washington State. 489-506.
- SILVESTER, W.B. 1977. Dinitrogen Fixation by Plant Associations Excluding Legumes. En: *A Treatise on Dinitrogen Fixation. Section IV: Agronomy and Ecology*. R.W.F. Hardy & A.H. Gibson (Eds.). John Wiley & Sons, Inc. New York. 141-190.
- SKERMAN, V.D.; MCGOWAN, V. & SNEATH, P.H. 1980. Approved lists of bacterial names. *Int. J. Syst. Bacteriol.* 30: 225-420.
- SMART, D.R.; RITCHIE, K.; STARK, J.M. & BUGBEE, B. 1997. Evidence that elevated CO₂ levels can indirectly increase rhizosphere denitrifier activity. *Appl. Environ. Microbiol.* 63 (11): 4621-4624.
- SMIL, V. 1985. Carbon, Nitrogen, Sulfur. Human Interference in Grand Biospheric Cycles. Ed. Plenum Press. New York, London. 459 pp.

- SMITH, W.H. 1970. Roots exudates of seedlings and mature sugar maple. *Phytopathology* 60: 701-703.
- SMITH, J.L.; McNEAL, B.L. & CHENG, H.H. 1985. Estimation of soil microbial biomass: an analysis of the respiratory response of soils. *Soil Biol. Biochem* 17 (1): 11-16.
- SMOLANDER, A.; KITUNEN, V.; PAAVOLAINEN, L. & MÄLKÖNEN, E. 1996. Decomposition of Norway spruce and Scots pine needles: Effects of liming. *Plant and Soil* 179: 1-7.
- SOBERÓN, G. 1988. Mecanismo de Nodulación de las Leguminosas. En: *Biología Vegetal. Libros de Investigación y Ciencia*. J.M. Barea (Eds.). Prensa Científica. 66-73.
- SOIL SURVEY STAFF. 1951. Soil Survey Manual. Handbook 18. Ed. U.S.D.A. Washington.
- SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J. 1969. Biometría. Ed. H. Blume. Madrid. 832 pp.
- SOWDEN, F.J.; CHEN, Y. & SCHNITZER, M. 1977. The nitrogen distribution in soils formed under widely differing climatic conditions. *Geochim. Cosmochim. Acta* 41: 1524-1526.
- SPRENT, J.I. 1979. The Biology of Nitrogen-Fixing Organisms. McGraw-Hill Book Company (UK) Limited. 196 pp.
- STAMOU, G.P.; PANTIS, J.D. & SGARDELIS, S.P. 1994. Comparative study of litter decomposition in two Greek ecosystems: A temperate forest and an asphodel semi-desert. *Eur. J. Soil Biol.* 30 (1): 43-48.
- STANIER, R.Y.; INGRAHAM, J.L.; WHEELIS, M.L. & PAINTER, P.R. 1988. Microbiología. Ed. Reverté S.A. Barcelona. 750 pp.
- STEVENS, R.J.; LAUGHLIN, R.J.; BURNS, L.C.; ARAH, J.R.M. & HOOD, R.C. 1997. Measuring the contributions of nitrification and denitrification to the flux of nitrous oxide from soil. *Soil Biol. Biochem* 29 (2): 139-151.
- SUBBA RAO, N.S. 1977. Nitrogen Deficiency as a World-Wide Problem. En: *A Treatise on Dinitrogen Fixation. Section IV: Agronomy and Ecology*. R.W.F. Hardy & A. H. Gibson (Eds.). John Wiley & Sons Inc. New York. 3-32.
- SULKAVA, P.; HUHTA, V. & LAAKSO, J. 1996. Impact of soil faunal structure on decomposition and N-mineralization in relation to temperature and moisture in forest soil. *Pedobiología* 40: 505-513.
- SWERTS, M.; MERCKX, R. & VLASSAK, K. 1996. Influence of carbon availability on the production of NO, N₂O, N₂, and CO₂ by soil cores during anaerobic incubation. *Plant and Soil* 181: 145-151.
- SWIFT, M.J.; HEAL, O.V. & ANDERSON, J.M. 1979. Decomposition in Terrestrial Ecosystems. Studies in Ecology 5. Ed. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 372 pp.
- TAMM, C.O. 1991. Nitrogen in Terrestrial Ecosystems. Questions of Productivity, Vegetational Changes and Ecosystem Stability. En: *Ecological Studies, Vol. 81*. W.D. Billings; F. Golley; O.L. Lange; J.S.Olson & H. Remmert (Eds.). Department of Ecology and Environmental Research Swedish, University of Agricultural Sciences. Uppsala, Sweden. 116 pp.

- TANNER, E.V.J.; VITOUSEK, P.M. & CUEVAS, E. 1998. Experimental investigation of nutrient limitation of forest grown on wet tropical mountains. *Ecology* 79 (1): 10-22.
- TATE, R.L. 1985. Microorganisms, Ecosystems Disturbance and Soil Formation Processes. En: *Soil Reclamation Processes, Microbial Analyses and Applications*. R.L. Tate III & A. K. Donnal (Eds.). John Wiley & Sons Inc. New York. 1-3.
- TATE, R.L. 1987. Soil Organic Matter. Biological and Ecological Effects. Ed. John Wiley & Sons Inc. New York. 291 pp.
- TATENO, M. & CHAPIN III, F.S. 1997. The logic of carbon and nitrogen interaction in terrestrial ecosystems. *Am. Nat.* 149 (4): 723-744.
- TIAN, G.; KANG, B.T. & LAMBOURNE, L.J. 1996. Ruminant assay for rapidly estimating plant residue decomposability in the field. *Pedobiologia* 40: 481-483.
- TIAN, G.; BRUSSAARD, L.; KANG, B.T. & SWIFT, M.J. 1997. Soil Fauna-Mediated Decomposition of Plant Residues under Constrained Environmental and Residue Quality Conditions. En: *Driven by Nature: Plant Litter Quality and Decomposition*. G. Cadish & K.E. Giller (Eds.). CABI Publishing. 125-134.
- TIESSEN, H.; STEWART, J.W.B. & BETTANY, J.R. 1982. Cultivation effects on the amounts and concentration of carbon, nitrogen and phosphorus in grassland soils. *Agron. J.* 74: 831-835.
- TIESSEN, H.; STEWART, J.W.B. & HUNT, H.W. 1984. Concepts of soil organic matter transformation in relation to organo-mineral particle size fractions. *Plant and Soil* 76: 287-295.
- TRUMBORE, S.E. 1997. Potential responses of soil organic carbon to global environmental change. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 94: 8284-8291.
- TUCKER, G.B.; BERG, W.A. & GENTZ, D.H. 1987. pH. En: *Reclaiming Mine Soils and Overburden in the Western United States. Analytical Parameters and Procedures*. R.D. Williams & G.F. Schuman (Eds.). Soil Cons. Soc. America, Iowa. 3-26.
- TURNER, D.P. & FRANTZ, E.H. 1985. The influence of western hemlock and western redcedar on microbial numbers, nitrogen mineralization, and nitrification. *Plant and Soil* 88: 259-267.
- TUTIN, T.G.; HEYWOOD, V.H.; BURGESS, N.A.; MOORE, D.M.; VALENTINE, D.H.; WALTERS, S.M. & WEEB, D.A. 1968. *Flora Europaea*. Vol. II. Ed. Cambridge University Press. Cambridge. 455 pp.
- VALDRIGHI, M.M.; PERA, A.; AGNOLUCCI, M.; FRASSINETTI, S.; LUNARDI, D. & VALLINI, G. 1996. Effects of compost-derived humic acids on vegetable biomass production and microbial growth within a plant (*Cichorium intybus*)-soil system: a comparative study. *Agricul. Ecosys. Environ.* 58: 133-144.
- VANCURA, V. & HOVADIK, A. 1965. Roots exudates of plants. II. Composition of roots exudates of some vegetables. *Plant and Soil* 27: 21-32.
- VAN GESTEL, M.; MERCKX, R. & VLASSAK, K. 1996. Spatial distribution of microbial biomass in microaggregates of a silty-loam soil and the relation with the resistance of microorganisms to soil drying. *Soil Biol. Biochem.* 28 (4-5): 503-510.

- VANLAUWE, B.; SWIFT, M.J. & MERCKX, R. 1996. Soil litter dynamics and N use un a *Leucaena* (*Leucaena leucocephala* Lam. (De Witt) alley cropping system in southwestern Nigeria. *Soil Biol. Biochem.* 28 (6): 739-749.
- VANLAUWE, B.; SANGINGA, N. & MERCKX, R. 1997. Decomposition of four *Leucaena* and *Senna* prunings in alley cropping systems under sub-humid tropical conditions: the process and its modifiers. *Soil Biol. Biochem.* 29 (2): 131-137.
- VAN SOEST, P.J. 1963. Use of detergents in analysis of fibrous feeds. II. A rapid method for the determination of fibre and lignin. *Ass. Official Agricul. Chemists. J.* 46: 829-835.
- VÉDY, J.C. 1965. Action des Litières en Décomposition sur L'évolution des Éléments Minéraux dans les Sols. D.E.S. Fac. Sci. Nancy.
- VELASCO, F & LOZANO, J.M. 1979. Cambios sinecológicos de la micriflora telúrica asociados a las repoblaciones forestales con especies exóticas. *An. Edafol. Agrobiol.* 38: 871-879.
- VERMOESEN, A.; DE GROOT, C.-J.; LODE, N.; BOECKX, P. & VAN CLEEMPUT, O. 1996. Effect of ammonium and nitrate application on the NO and N₂O emission out of different soils. *Pedobiologia* 40: 302-310.
- VESTERAGER, J.M.; ØSTERBY, S.; JENSEN, E.S. & SCHJOERRING, J.K. 1995. Simbiotic N₂-fixation by the cover crop *Pueraria phaseoloides* as influenced by litter mineralization. *Plant and Soil* 177: 1-10.
- VICENTE, C. & CIFUENTES, B. 1980. Utilización de Doseles Experimentales en el Estudio de la Productividad Vegetal. En: *Productividad Vegetal*. C. Vicente (Eds.). Universidad Complutense. Madrid. 33-66.
- VICIOSO, C. 1953. Genisteas españolas. *Bol. Inst. Fores. Invest. Experiencias* 67 (1): 1-178.
- VICIOSO, C. 1955. Genisteas españolas. *Bol. Inst. Fores. Invest. Experiencias* 72 (1): 1-120.
- VIERA-VARGAS, M.S.; SOUTO, C.M.; URQUIAGA, S. & BODDEY, M. 1995. Quantification of the contribution of N₂ fixation to tropical forage legumes and transfer to associated grass. *Soil Biol. Biochem.* 27 (9): 1193-1200.
- VILARIÑO RODRÍGUEZ, A. 1990. Efecto del incendio del monte sobre la población y actividad de hongos formadores de micorrizas vesículo-arbusculares. Tesis doctoral. Facultad de Biología. Universidad de Santiago de Compostela.
- VINTON, M.A. & BURKE, I.C. 1997. Contingent effects of plant species on soils along a regional moisture gradient in the Great Plains. *Oecologia* 110: 393-402.
- VIRZO DE SANTO, A.; BERG, B.; RUTIGLIANO, F.A.; ALFANI, A. & FIORETTO, A. 1993. Factors regulating early-stage decomposition of needle litters in five different coniferous forests. *Soil Bio. Biochem.* 25 (10): 1423-1433.
- VITOUSEK, P.M. 1983. The Effect of Deforestation on Air, Soil and Water. En: *The Major Biogeochemical Cycles and their Interactions*. SCOPE 21. B. Bolin & R.B. Cooke (Eds.). John Wiley & Sons. New York. 223-245.

- VITOUSEK, P.M.; ABER, J.D.; HOWARTH, R.W.; LIKENS, G.E.; MATSON, P.A.; SCHINDLER, D.W.; SCHLESINGER, W.H. & TILMAN, D.G. 1997. Human alteration of the global nitrogen cycle: sources and consequences. *Ecolog. Appl.* 7 (3): 737-750.
- VIVO, A.; ANDREU, J.M.; DE LA VIÑA, S. & DE FELIPE, M.R. 1988. Leghemoglobin in Lupin Plants (*Lupinus albus* cv Multolupa). En: *Nitrogen Fixation: Hundred Years After*. H. Bothe; F.J. De Bruijn & W.E. Newton (Eds.). Gustav Fischer. Stuttgart. 647 pp.
- VOGT, K.A.; GRIER, C.C. & VOGT, D.J. 1986. Production, turnover and nutrient dynamics of above and below ground detritus of world forest. *Adv. Ecolog. Res.* 15: 303-377.
- WACHENDORF, C.; IRMLER, U. & BLUME H.P. 1997. Relationship between Litter Fauna and Chemical Changes of Litter during Decomposition under Different Moisture Conditions. En: *Driven by Nature: Plant Litter Quality and Decomposition*. G. Cadish & K.E. Giller (Eds.). CABI Publishing. 135-144.
- WAID, J. S. 1997. Metabiotic Interactions in Plant Litter Systems. En: *Driven by Nature: Plant Litter Quality and Decomposition*. G. Cadish & K.E. Giller (Eds.). CABI Publishing. 145-153.
- WALKLEY, A. 1935. An examination of methods for determining organic carbon and nitrogen in soils. *J. Agr. Sci.* 25: 598-609.
- WALKLEY, A. 1947. A critical examination of a rapid method for determining organic carbon in soils-effect of variations in digestion conditions and of inorganic soil constituents. *Soil Sci.* 63: 251-263.
- WALKLEY, A. & BLACK, I.A. 1934. An examination of the Degtjareff method for determining soil organic matter, and a proposed modification of the chromic acid titration method. *Soil Sci.* 37: 29-38.
- WARK, K. & WARNER, C.F. 1990. Contaminación del Aire. Origen y Control. Ed. Limusa S.A. México D.F. 649 pp.
- WATKINS, N.K.; FITTER, A.H.; GRAVES, J.D. & ROBINSON, D. 1996. Carbon transfer between C₃ and C₄ plants linked by a common mycorrhizal network, quantified using stable carbon isotopes. *Soil Biol. Biochem.* 28 (4-5): 471-477.
- WESSEN, B. 1983. Decomposition of Some Forest Leaf Litters and Barley Straw-Some Rate-Determining Factors. Swedish University of Agricultural Sciences. Department of Microbiology (Eds.). Uppsala.
- WEST, N.E. & KLEMMEDSON, J.O. 1978. Structural Distribution of Nitrogen in Desert Ecosystems. En: *Nitrogen in Desert Ecosystems. IBP Syntesis 9*. N.E. West & J. Skujins (Eds.). Dowden, Hutchinson & Ross, Inc. Stroudsburg. Pennsylvania.
- WHEELER, C.T.; HELGERSON, O.T.; PERRY, D.A. & GORDON, J.C. 1987. Nitrogen fixation and biomass accumulation in plant communities dominated by *Cytisus scoparius* L. in Oregon and Scotland. *J. App. Ecol.* 24 (1): 231-237.
- WHEELER, C.T.; PERRY, D.A.; HELGERSON, O.T. & GORDON, J.C. 1979. Winter fixation of nitrogen in scotch broom (*Cytisus scoparius* L.). *New Phytol.* 82 (3): 697-701.

- WHIPPS, J.M. 1990. Carbon Economy. En: *The Rhizosphere*. J.M. Lynch (Eds.). John Wiley & Sons, Inc. Chichester. 59-97.
- WHITTAKER, R.H.; LIKENS, G.E.; BORMANN, F.H.; EATON, J.S. & SICCAMA, T.G. 1979. The hubbard brook study: Nutrient cycling and element behaviour. *Ecology* 60: 203-220.
- WICKENBROCK, L. & HEISLER, C. 1997. Influence of earthworm activity on the abundance of collembola in soil. *Soil Biol. Biochem* 29 (3-4): 517-521.
- WIEDER, R.K. & LANG, G.E. 1982. A critique of the analytical methods used in examining decomposition data obtained from litter bags. *Ecology* 63: 1636-1642.
- WILLIAMS, R.J.; MYERS, B.A.; MULLER, W.J.; DUFF, G.A. & EAMUS, D. 1997. Leaf phenology of woody species in a north australian tropical savanna. *Ecology* 78 (8): 2542-2558.
- WILLIAMS-LINERA, G. 1997. Phenology of deciduous and broadleaved-evergreen tree species in a mexican tropical lower montane forest. *Global Ecology and Biogeography Letters* 6: 115-127.
- WILLIS, K.J.; BRAUN, M.; SÜMEGI, P. & TÓTH, A. 1997. Does soil change cause vegetation change or viceversa?. A temporal perspective from Hungary. *Ecology* 78 (3): 740-750.
- WILSON, H.D. 1994. Regeneration of native forests on Hinewai Reserve, Banks Peninsula. *New Zealand J. Bot.* 32 (3): 373-383.
- WOODMANSEE, R.G. & WALLACH, L.S. 1981. Effects of Fire Regimes on Biogeochemical Cycles *Terrestrial Nitrogen Cycles*. F.E. Clark & T. Rosswall (Eds.). Stockholm. *Ecolog. Bull.* 33: 649-669.
- XAMENA, J.; MOREY, M. & GARCÍA, C. 1994. Acumulación y descomposición de la hojarasca en el suelo en un encinar de Mallorca. *Studia Oecologica* 10-11: 317-321.
- XU, L.M.; GE, C.; CUI, Z.; LI, J. & FAN, H. 1995. *Bradyrhizobium liaoningensis* sp. nov. isolated from the root nodules of soybean. *Int. J. Syst. Bacteriol.* 45: 706-711.
- YANG, Z.Y.; YUAN, J.G.; XIN, G.R.; CHANG, H.T. & WONG, M.H. 1997. Germination, growth, and nodulation of *Sesbania rostrata* grown in Pb/Zn mine tailings. *Environ. Manag.* 21 (4): 617-622.
- YESILADA, E.; GURBUS, I. & SHIBATA, H. 1999. Screening of Turkish anti-ulcerogenic folk remedies for anti-helicobacter pylori activity. *J. Ethnopharmacol.* 66 (3): 289-293.
- YUSTE, P. 1985. Cambio sucesional de los microorganismos de los ciclos del nitrógeno y del carbono en un pastizal mediterráneo. Tesina de licenciatura. Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad Complutense de Madrid. 98 pp.
- ZEIKUS, J.G. 1997. Lignin metabolism and the carbon cycle. *Adv. Microbial Ecol.* 5: 211-243.

10- APÉNDICES

1. Presencia/ausencia de las 22 especies en los 120 cuadrados de 11.111 m²

Cuadrados de muestreo			Especies																							
Nº	Altitud(m)	Pendiente(%)	Ps	Cp	Rc	Gc	Gf	Cs	Ru	Cl	Sr	Ah	Pp	Tm	Ls	Hu	Or	Sl	Pn	Sn	Tz	Sa	Op	Fa		
1	1540	15.6	+	+	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
2	1555	9.0	-	-	-	+	-	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
3	1545	12.6	-	+	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
4	1555	9.0	+	+	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
5	1545	15.6	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
6	1545	15.6	-	+	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
7	1545	15.6	+	+	-	+	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
8	1535	29.5	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
9	1530	20.5	+	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
10	1535	20.5	+	+	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
11	1485	20.5	-	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
12	1500	20.5	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
13	1505	15.6	+	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
14	1515	20.5	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
15	1515	20.5	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
16	1510	20.5	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
17	1500	20.5	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
18	1495	20.5	+	+	+	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
19	1515	29.5	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
20	1505	20.5	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
21	1465	15.6	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
22	1465	20.5	+	+	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
23	1465	15.6	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
24	1475	20.5	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
25	1485	20.5	+	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
26	1490	29.5	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
27	1475	20.5	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
28	1480	29.5	+	+	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
29	1470	15.6	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
30	1475	29.5	+	+	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
31	1430	29.5	+	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
32	1425	20.5	+	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
33	1430	20.5	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
34	1440	20.5	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
35	1445	20.5	+	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
36	1450	29.5	+	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
37	1455	20.5	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
38	1455	15.6	+	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
39	1450	15.6	+	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
40	1460	15.6	-	+	+	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
41	1350	29.5	+	+	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
42	1350	20.5	+	-	+	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
43	1355	50.0	+	+	+	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
44	1370	29.5	-	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	
45	1385	50.0	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
46	1380	50.0	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
47	1405	29.5	+	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	
48	1400	29.5	-	-	+	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
49	1390	29.5	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	
50	1420	20.5	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
51	1340	20.5	+	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
52	1320	20.5	-	+	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
53	1320	29.5	+	-	+	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
54	1335	20.5	+	+	+	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
55	1350	29.5	+	+	+	-	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
56	1350	29.5	+	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
57	1355	29.5	+	+	+	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	
58	1325	50.0	-	-	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
59	1330	29.5	-	-	+	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
60	1335	20.5	+	-	+	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	

Cuadrados de muestreo			Especies																						
Nº	Altitud(m)	Pendiente(%)	Ps	Cp	Rc	Gc	Gf	Cs	Ru	Cl	Sr	Ah	Pp	Tm	Ls	Hu	Or	Sl	Pn	Sn	Tz	Sa	Op	Fa	
61	1295	20.5	-	-	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
62	1290	29.5	+	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
63	1295	20.5	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
64	1295	29.5	-	-	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
65	1310	20.5	-	-	+	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
66	1315	20.5	+	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
67	1320	20.5	-	+	+	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
68	1325	29.5	+	+	-	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
69	1330	29.5	+	+	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
70	1325	29.5	-	+	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
71	1245	20.5	+	-	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	
72	1255	15.6	-	+	+	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
73	1260	15.6	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
74	1260	15.6	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
75	1275	20.5	+	+	+	+	-	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
76	1280	50.0	-	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
77	1300	20.5	-	-	-	+	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
78	1300	15.5	+	-	+	-	+	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
79	1300	20.5	+	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	
80	1285	20.5	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
81	1220	20.5	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
82	1215	0.0	+	-	-	+	-	-	+	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
83	1230	15.6	+	+	-	+	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
84	1230	15.6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
85	1240	15.6	+	+	-	-	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
86	1255	12.6	-	-	+	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
87	1255	15.6	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
88	1250	15.6	+	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	
89	1250	15.6	+	+	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
90	1245	20.5	+	-	+	-	-	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
91	1200	15.6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
92	1205	20.5	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
93	1215	29.5	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
94	1205	29.5	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	
95	1220	29.5	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
96	1220	0.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
97	1225	12.6	-	-	+	+	+	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	
98	1220	29.5	-	-	+	+	+	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
99	1215	0.0	+	-	-	-	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	
100	1215	20.5	+	-	+	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
101	1185	7.0	+	-	+	-	-	+	-	-	+	+	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	
102	1190	12.6	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	
103	1195	20.5	-	-	-	+	-	-	-	+	+	-	-	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	
104	1195	10.5	-	-	+	-	-	+	+	+	+	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
105	1205	20.5	+	+	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
106	1210	9.0	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	
107	1205	10.5	-	-	-	+	-	+	-	-	+	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
108	1195	15.6	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
109	1195	15.6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
110	1190	6.3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
111	1190	7.9	-	-	+	-	-	+	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
112	1195	12.6	+	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
113	1190	5.8	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
114	1185	15.6	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	
115	1185	15.6	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
116	1190	6.3	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
117	1190	7.0	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
118	1190	5.8	+	-	-	+	+	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
119	1180	15.6	-	-	+	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
120	1185	20.5	+	-	+	-	-	-	+	+	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	

2. Frecuencia de aparición de las 22 especies en los 120 cuadrados de 11.111 m²

Número de cuadrados con presencia de especies en cada una de las 12 parcelas de 1 hectárea													Cuadrados	Frecuencia
Especie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12		
Ps	7	9	10	8	7	7	4	6	7	6	3	3	77	64.17
Cp	9	9	6	10	6	5	5	4	4	0	1	0	59	49.17
Rc	0	5	1	3	9	10	6	7	5	3	2	4	55	45.83
Gc	8	0	3	2	4	2	3	2	3	2	2	5	36	30.00
Gf	0	7	3	3	1	5	7	3	2	3	0	2	36	30.00
Cs	1	0	0	0	2	4	5	7	2	2	3	3	29	24.17
Ru	0	0	0	1	4	5	2	5	2	4	2	4	29	24.17
Cl	6	0	3	5	4	4	1	0	0	2	2	1	28	23.33
Sr	1	0	0	1	1	1	2	3	5	1	5	4	24	20.00
Ah	3	2	0	0	0	0	1	1	4	2	3	5	21	17.50
Pp	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	3	1	7	5.83
Tm	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	4	0	6	5.00
Ls	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	3	0	5	4.17
Hu	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	3.33
Qr	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	2	4	3.33
Sl	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	4	3.33
Pn	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	0	4	3.33
Sn	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	2	1.67
Tz	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0.83
Sa	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0.83
Qp	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0.83
Fa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0.83

Ps = *Pinus sylvestris* L.

Cp = *Cytisus purgans* (L.) Boiss.

Rc = *Rosa* spp.

Gc = *Genista cinerea* (Vill.) DC. subsp. *cinerascens* (Lange) Rivas-Martínez

Gf = *Genista florida* L.

Cs = *Cytisus scoparius* (L.) link

Ru = *Rubus* spp.

Cl = *Cistus laurifolius* L.

Sr = *Santolina rosmarinifolia* L.

Ah = *Adenocarpus hispanicus* (Lam.) DC. subsp. *hispanicus*

Pp = *Pinus pinaster* Aiton

Tm = *Thymus mastichina* L.

Ls = *Lavandula stoechas* L. subsp. *pedunculata* (Miller) Samp.

Hu = *Halimium umbellatum* (L.) Spach. subsp. *viscosum* (Willk.) P. Silva

Qr = *Quercus rotundifolia* Lam.

Sl = *Salix alba* L.

Pn = *Populus nigra* L.

Sn = *Sambucus nigra* L.

Tz = *Thymus zygis* L.

Sa = *Sorbus aria* (L.) Crantz

Qp = *Quercus pyrenaica* Willd.

Fa = *Fraxinus angustifolia* Vahl

3. Descripción de los 6 arbustos

Cytisus purgans (L.) Boiss. = *Sarotamnus purgans* (L.) Godron = *Genista purgans* (L.) DC.

Piorno serrano

Arbusto erecto o ascendente, 20-100 cm, muy ramificado, fastigiado; ramas rígidas, cortas, estriadas, cilíndricas, algo nudosas, verde-glaucas; rámulos rayados, casi sin hojas por perderlas tempranamente, erectos, pubescentes o seríceos cuando jóvenes, mas tarde glabros; hojas 1-folioladas en los rámulos floríferos, 3-folioladas en las ramas inferiores, sésiles, caducas; folíolos 6-12 mm, oblanceolados, subespatulados a linear-lanceolados, solitarios o fasciculados, seríceo-pubescentes en el envés, subglabros en el haz; estípulas nulas; flores axilares, formando racimo corto y laxo en el extremo de los rámulos, solitarias o apareadas, oliendo a vainilla; pedicelos de 5 mm, más largo que el cáliz, con 2 pequeñas bracteolas en el ápice, pubescentes; cáliz membranoso, coloreado, pubescente, cortamente campanulado, con ambos labios divergentes, el superior con los dientes cortos, subobtusos y el inferior casi de la misma longitud o superándola muy poco, con los tres dientes muy pequeños; corola amarillo intenso, de 9-12 mm; estandarte 10-12 mm, oval, redondeado o ligeramente escotado, lampiño, poco o más largo que la quilla; alas oblongas, obtusas, lampiñas; quilla oblongo-cultriforme, obtusa, lampiña o glabrescente; legumbre 12-30 por 5-8 mm, oblonga o linear-oblonga comprimida, recta o ligeramente incurvada, polisperma, velloso-lanuginosa al principio, glabrescente y negruzca en la madurez; semillas verdosas, lustrosas, con estrofiolo (Vicioso, 1955, Tutin et al., 1968).

Área general: Suroeste de Europa (Tutin et al., 1968) y Norte de África (Vicioso, 1955).

Países: Francia, España, Portugal (Tutin et al., 1968), Marruecos y Argelia (Vicioso, 1955).

Distribución en España: toda la Península (García Rollán, 1983).

Estaciones: claros y rasos de los bosques; laderas secas y pedregosas de los pisos montano, subalpino y alpino, sobre suelos con preferencia silíceos (Vicioso, 1955).

Las raíces tienen nódulos elongados cilíndricamente (Lechtova-Trnka, 1931, Capítulo 4, pág. 53) donde existe fijación de N₂ (Bardin et al., 1977).



1- *Cytisus purgans* creciendo en el área de muestreo.



2- Detalle de hojas y flores.



3- Detalle de flores y frutos.



4- Detalle de frutos.

Cytisus scoparius (L.) Link. = *Sarothamnus vulgaris* Wimmer = *Sarothamnus scoparius* (L.) Wimmer ex Koch. *Retama negra*

Arbusto muy ramificado, de hasta 250 cm; ramas erectas, ascendentes o procumbentes, flexibles, lampiñas, de sabor acerbo, verdes cuando jóvenes que se ennegrecen por la desecación, generalmente foliosas, 5-anguladas, labradas, o seríceas cuando jóvenes; hojas por lo común caedizas, las inferiores trifoliadas, pecioladas o subsésiles; las superiores y las de los ramos jóvenes o estériles sencillas, sentadas; folíolos 6-20 por 1.5-9 mm, elíptico-oblongos a obovados, lampiños o con pubescencia aplicada, especialmente por el envés; flores axilares en racimos largos, solitarias o en pares, patentes, largamente pedunculadas; pedicelos dobles que el cáliz; cáliz glabro, con los labios aovados; corola amarillo-dorada, de 12-25 mm; estandarte redondeado o algo escotado, de 16-20 mm; alas oblongo-trasovadas, obtusas; quilla muy curvada, casi igual en longitud al estandarte, finalmente refleja; estambres soldados a la base; estilo pestañoso en su parte inferior; legumbre 25-70 por 8-13 mm, oblonga, muy comprimida, cortamente acuminada, negruzca en la madurez, con las caras lampiñas, lustrosas, y los bordes con pelos blancos o pardos; semillas numerosas, atroparduscas, lisas, relucientes, con estrofiolo (Vicioso, 1955, Tutin et al., 1968).

Área general: Oeste, Sur y Centro de Europa, con extensión hasta el Sur de Suecia y hasta el Oeste y centro de Ucrania (Tutin et al., 1968), y Norte de África (Vicioso,

1955).

Países: Austria, Bélgica y Luxemburgo, Gran Bretaña, Córcega, antigua Checoslovaquia, Dinamarca, Francia, Alemania, Irlanda, Suiza, Holanda, España, Hungría, Italia, antigua Yugoslavia, Portugal, Noruega, Polonia, Rumanía, Rusia, Cerdeña, Sicilia, Suecia, Azores (Tutin et al., 1968), Marruecos y Argelia (Vicioso, 1955).

Distribución en España: toda la Península (García Rollán, 1983).

Estaciones: bosques, matorrales y bordes de caminos, ora salpicados en ejemplares aislados, ora formando rodales, en los pisos montano y subalpino; con más frecuencia en los terrenos silíceos y arcillosos que en los calizos (Vicioso, 1955).

Las raíces tienen nódulos elongados cilíndricamente (Lechtova-Trnka, 1931, Capítulo 4, pág. 53) donde existe fijación de N_2 (Wheeler et al., 1979 y 1987, Helgersson et al., 1984).



1- *Cytisus scoparius* creciendo en el área de muestreo.



2- Detalle de hojas y flores.



3- Detalle de flores y frutos.



4- Detalle de frutos.

Adenocarpus hispanicus (Lam.) DC. Cambroño

Arbusto erecto de 1-2 m de altura, muy ramoso, con la corteza de las ramas añosas blanquecina, que se rasga longitudinalmente; ramillas jóvenes cubiertas de vello blando y blanco; hojas abundantes y densas, pecioladas; folíolos 15-30 por 3-8 mm, coriáceos, oblongo-lanceolados, agudos, lampiños por el haz y algo sedosos por el envés, los jóvenes plegados; pecíolo sedoso de 5-12 mm; flores en racimos multifloros, congestos, oblongos;

cáliz 8-12 mm, con pelos semipatentes y papilas glandulares, especialmente en los dientes, desigualmente bilabiado, el labio inferior hendido hasta su mitad en dientes lineares, iguales; bracteolas ausentes, pedicelos erecto-patentes, vellosos de 7-15 mm; estandarte 15-23 mm, anchamente ovado, seríceo, salpicadamente sedoso en el dorso; alas y quilla un poco más cortas; legumbre 20-50 por 8-10 mm, patente, oblonga, densamente cubierta de glándulas atro-parduscas; semillas grandes, comprimidas, subcuadrangulares, diluidamente verdosas, lustrosas (Vicioso, 1955, Tutin et al., 1968).

Área general: Centro y Suroeste de España y Sur de Portugal (Tutin et al., 1968).

Países: España y Portugal (Tutin et al., 1968).

Distribución en España: Centro y Suroeste peninsular (García Rollán, 1983).

Estaciones: matorrales y bosques de los pisos montano y subalpino, entre los 900 y 2000 m, con preferencia en suelos graníticos y gneísicos (Vicioso, 1955).

La subespecie *hispanicus* tiene: las hojas dispersamente pilosas en el haz; cáliz con numerosas papilas glandulares, especialmente en los dientes; estandarte dispersamente piloso; área: Centro-Oeste de España (Tutin et al., 1968).

Las raíces tienen nódulos elongados cilíndricamente (Capítulo 4, pág. 53). Aunque en la bibliografía existen citas de la existencia de fijación de N_2 en *A. decorticans* Boiss (Moro et al., 1992), hasta la fecha no se ha publicado información sobre fijación de N_2 en *A. hispanicus*.



1- *Adenocarpus hispanicus* subespecie *hispanicus* creciendo en el área de muestreo.



2- Detalle de hojas y flores.



3- Detalle de flores y frutos.



4- Detalle de frutos.

Genista florida L. = Genista poligaliphilla Brot. = Genista leptoclada Gay ex Spaach.

Escobón

Arbusto de 2-3 m de altura, erecto, con ramas flexuosas, laxas, tallos y ramas pardo-amarillentos, lampiños, lustrosos, asurcado-estriados; ramillas floríferas densas, delgadas, alargadas, algo sedosas en el ápice, hojosas; hojas 5-25 por 2-5 mm, sencillas, planas, cortamente pecioladas o subsésiles, oblongas o lanceoladas, atenuadas inferiormente; con el haz lampiño y el dorso sedoso-lustroso; estípulas minúsculas; inflorescencia en racimos multifloros irregulares, densos, de 7-18 cm de largo, ladeados, terminales sobre ramillos del año y agrupados en panículas; flores nacidas solitarias en la axila de cada bráctea de racimos largos, laxos; pedicelos sedosos casi una mitad más cortos que el cáliz, insertos en la axila de una bráctea filiforme o setácea bastante larga y además bibracteolados poco más abajo del ápice; cáliz sedoso, de 4-6 mm, con las divisiones del labio superior triangular-lanceoladas, muy agudas, 2-3 veces más largas que el tubo y poco más cortas que el labio inferior; las divisiones de éste, lineares; estandarte 10-12 mm, lampiño o vellosa a lo largo de la línea media del dorso, derecho, oval o casi redondeado, entero o muy someramente escotado; alas oblongas, obtusas, con aurículas agudas en la base, lampiñas; quilla oblonga, obtusa, sedosa, poco más corta que el estandarte; estilo con frecuencia persistente; estigma extroso; legumbre plana, oblonga u oblongo-lanceolada, acuminada, de 15-25 mm de larga, cano-sedosa; 2-4 semillas negras, brillantes, sin estrofíolo (Vicioso, 1955, Tutin et al., 1968).

Área general: España, Norte de Portugal (Tutin et al., 1968) y Norte de África (Vicioso, 1953).

Países: España, Portugal (Tutin et al., 1968), Marruecos y Argelia (Vicioso, 1953).

Distribución en España: toda la Península (García Rollán, 1983).

Estaciones: salpicado en los matorrales y en el subvuelo de los bosques, en los pisos inferior y montano (Vicioso, 1953).

Las raíces tienen nódulos elongados cilíndricamente (Lechtova-Trnka, 1931, Capítulo 4, pág. 53). Aunque existen datos de fijación de N_2 en *G. hispanica* (Aronson et al., 1992), hasta la fecha no se ha publicado información sobre fijación de N_2 en *G. florida*.



1- *Genista florida* creciendo en el área de muestreo.



2- Detalle de hojas y flores.



3- Detalle de flores y frutos.



4- Detalle de frutos.

Genista cinerea (Will.) DC. Hiniesta

Arbusto erecto, de 0,4-1 m, muy ramoso, verde-grisáceo o canescente; ramas de un año cano-pubescentes, aproximadas, más o menos alargadas y flexibles, gráciles, aovado-estriadas, presentando 8-10 costillas anchas, aplastadas en el ápice, separadas entre sí por surcos conteniendo numerosos pelos y estomas; las nuevas, hojosas, cano-pubescentes o más o menos verdes; las añosas defoliadas y salpicadas de abundantes pulvínulos; hojas 5-10 por 2-3 mm, sencillas, sésiles, planas o plegadas, sedosas en el envés, glabras en el haz; las de los ramos, estériles alternas, lanceoladas o linear-lanceoladas, agudas; las de los floríferos, fasciculadas, trasovadas u ovaes, obtusas; estípulas minúsculas, dentiformes o nulas; flores solitarias o geminadas (por rareza ternadas), en la axila de varios folíolos, formando racimos terminales, alargados, discontinuos y laxos en las ramas de un año; pedicelo bastante más corto que el cáliz, llevando hacia su mitad dos bracteolas pequeñas, alesnadas o setáceas; cáliz sedoso-plateado de 5-7 mm, con las divisiones del labio superior triangular-lanceoladas, agudas, iguales o apenas más largas que el tubo y 1/3 más cortas que el labio inferior; éste, estrecho, terminado por tres dientes agudos y largos, el mediano más que los laterales; corola de 10-12 mm, con el estandarte lampiño o más o menos sedoso-pubescente en el dorso, trasovado-redondeado, escotado, muy poco más largo que la quilla; alas casi tan largas como el estandarte, oblongas, largas, obtusas, con aurícula pequeña, provista de un mechoncito de pelos; quilla sedosa, oblonga, muy obtusa; estilo curvado, culminado en estigma recto, un poco extroso; legumbre de 12-19 mm de largo y 4-5 mm de ancho, oblonga o lanceolada, recta, cortamente acuminada, vellosa o cano-sedosa; semillas 2-5, oviformes, lustrosas, sin estrofiolo (Vicioso, 1953, Tutin et al., 1968).

Área general: Suroeste de Europa (Tutin et al., 1968) y Norte de Africa (Vicioso, 1953).

Países: Francia, España, Italia, Portugal (Tutin et al., 1968), Marruecos y Argelia (Vicioso, 1953).

Distribución en España: toda la Península e islas Baleares (García Rollán, 1983).

Estaciones: colinas y laderas de las montañas, formando parte del subvuelo en los lugares boscosos y de los matorrales resultantes de la desaparición del monte alto (Vicioso, 1953).

La subespecie *cinerascens* (Lange) Rivas-Martínez tiene: ramillas alargadas, gráciles, salpicadas de pulvínulos 3-dentados; hojas finamente sedoso-pubérulas, como también los ramillos nuevos y los cálices; pedicelo tan largo como el tubo calicino, sin bracteolas o poco manifiestas; estandarte densamente sedoso-veloso por el dorso; estigma recurrente por ambos lados; legumbre oblonga, de 10-14 mm, plateado-sedosa, con 3-4 semillas (a veces menos por aborto), lenticulares, atro-parduscas y lustrosas en la madurez; área: Centro-Oeste de España (Vicioso, 1953).

Las raíces tienen nódulos elongados cilíndricamente (Capítulo 4, pág. 53). Aunque existen datos de fijación de N_2 en *G. hispanica* (Aronson et al., 1992), hasta la fecha no se ha publicado información sobre fijación de N_2 en *G. cinerea*.



1- *Genista cinerea* subespecie *cinerascens* creciendo en el área de muestreo.



2- Detalle de hojas y flores.



3- Detalle de flores y frutos.



4- Detalle de frutos.

Cistus laurifolius L. Jara de estepa

Arbusto de hasta 150 cm, erecto, de coloración negruzca o verdosa, muy aromático y viscoso, con las ramas vellosas; hojas 30-90 por 10-30 mm, ovado a ovado-lanceoladas, 3 nervios unidos por anastomosis reticular, pecioladas, subcordiformes, con los peciolo

connados, de ápice agudo y limbo verde oscuro y glabro en el haz, densamente blanco-tomentoso en el envés durante la fase juvenil, haciéndose lampiñas con el tiempo; flores grandes (5-6 cm de diámetro), blancas con uña amarilla, que en inflorescencia terminal 1 a 12-floreada se disponen en corimbos umbeliformes; cima casi umbela, a menudo con 1 ó 2 pares de flores opuestas inferiores, largo-pedunculada; pedúnculos robustos y alargados, vellosos, portadoras de hojuelas bracteiformes abrazadoras y caducas, vellosas en la página externa, triformes de tal suerte que las inferiores se terminan en un limbo breve, las intermedias son lineares y las superiores, ovales, dilatadas, simulando una espata; cáliz con 3 sépalos más cortos que los pedúnculos, aovados, con el ápice agudo y la superficie pelosa y tomentosa; pétalos 3-4 veces más largos que los sépalos; estilo muy corto, prácticamente nulo; cápsula globosa, aovada, cubierta de vello sedoso que desaparece con la edad; semillas poliédricas, tuberculosas en sus aristas y ligeramente granugientas en sus caras (Martín Bolaños & Guinea, 1949, Tutin et al., 1968).

Área general: Suroeste de Europa, extendiéndose hasta el Centro-oeste de Italia (Tutin et al., 1968), y Norte de África (Martín Bolaños & Guinea, 1949).

Países: Córcega, Francia, España, Italia, Portugal (Tutin et al., 1968) y Marruecos (Martín Bolaños & Guinea, 1949).

Distribución en España: Sur, Centro y Este de la Península (García Rollán, 1983).

Estaciones: vive salpicando o formando rodales, indiferente a la naturaleza del suelo, en las colinas secas y soleadas y en los claros de los bosques, desde los niveles inferiores hasta el piso subalpino, 1600 m (Martín Bolaños & Guinea, 1949).



1- *Cistus laurifolius* creciendo en el área de muestreo.



2- Detalle de hojas y flores.



3- Detalle de flores y frutos.



4- Detalle de frutos.

4. Densidad y cobertura de los 6 arbustos en los 120 cuadrados de 4 m²

Cuadrados de muestreo			Especies											
			Cp		Cs		Gc		Gf		Cl		Ah	
			Den	Cob	Den	Cob	Den	Cob	Den	Cob	Den	Cob	Den	Cob
1	1540	15.6	3	5.4	0	0	5	29.9	0	0	5	30.3	0	0
2	1555	9.0	0	0	1	5.2	0	0	0	0	0	0	0	0
3	1545	12.6	2	2.4	0	0	3	15.7	0	0	0	0	2	35.7
4	1555	9.0	2	7.6	0	0	2	9.4	0	0	0	0	3	39.7
5	1545	15.6	8	30.5	0	0	6	49.5	0	0	0	0	0	0
6	1545	15.6	7	11.6	0	0	2	21.0	0	0	1	2.0	0	0
7	1545	15.6	4	3.9	0	0	0	0	0	0	1	4.2	0	0
8	1535	29.5	6	15.6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
9	1530	20.5	8	29.7	0	0	0	0	0	0	1	4.1	0	0
10	1535	20.5	5	36.4	0	0	3	18.5	0	0	1	6.4	0	0
11	1485	20.5	10	46.9	0	0	0	0	2	13.0	0	0	0	0
12	1500	20.5	0	0	0	0	0	0	3	94.2	0	0	0	0
13	1505	15.6	2	6.2	0	0	0	0	1	6.8	0	0	0	0
14	1515	20.5	4	6.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15	1515	20.5	4	15.4	0	0	0	0	1	21.8	0	0	0	0
16	1510	20.5	3	14.9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
17	1500	20.5	1	2.4	0	0	0	0	2	10.6	0	0	1	12.9
18	1495	20.5	1	4.2	0	0	0	0	3	87.7	0	0	1	5.5
19	1515	29.5	3	17.7	0	0	0	0	1	5.7	0	0	0	0
20	1505	20.5	1	5.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
21	1465	15.6	8	12.9	0	0	2	20.3	0	0	0	0	0	0
22	1465	20.5	8	14.9	0	0	1	5.9	0	0	1	2.6	0	0
23	1465	15.6	5	2.7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
24	1475	20.5	8	36.7	0	0	0	0	1	11.0	0	0	0	0
25	1485	20.5	0	0	0	0	0	0	2	79.7	0	0	0	0
26	1490	29.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
27	1475	20.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
28	1480	29.5	3	7.4	0	0	0	0	1	6.5	2	9.3	0	0
29	1470	15.6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
30	1475	29.5	5	21.0	0	0	3	13.5	0	0	1	3.6	0	0
31	1430	29.5	9	86.7	0	0	0	0	0	0	1	20.2	0	0
32	1425	20.5	8	20.5	0	0	0	0	0	0	1	10.3	0	0
33	1430	20.5	5	56.5	0	0	0	0	1	12.2	0	0	0	0
34	1440	20.5	7	87.8	0	0	0	0	2	10.4	0	0	0	0
35	1445	20.5	14	96.3	0	0	1	9.7	1	5.2	0	0	0	0
36	1450	29.5	7	80.6	0	0	0	0	0	0	1	15.0	0	0
37	1455	20.5	8	86.9	0	0	1	14.2	0	0	0	0	0	0
38	1455	15.6	7	81.7	0	0	0	0	0	0	1	10.2	0	0
39	1450	15.6	6	12.6	0	0	0	0	0	0	3	24.7	0	0
40	1460	15.6	4	17.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
41	1350	29.5	3	6.4	0	0	0	0	0	0	1	2.1	0	0
42	1350	20.5	0	0	1	3.7	0	0	0	0	2	12.4	0	0
43	1355	50.0	2	5.2	0	0	2	13.5	0	0	3	6.9	0	0
44	1370	29.5	4	7.5	0	0	0	0	0	0	1	2.4	0	0
45	1385	50.0	4	15.1	0	0	1	10.3	0	0	0	0	0	0
46	1380	50.0	4	12.1	0	0	1	10.1	0	0	0	0	0	0
47	1405	29.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
48	1400	29.5	0	0	5	17.8	0	0	0	0	0	0	0	0
49	1390	29.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
50	1420	20.5	2	5.6	0	0	5	34.9	0	0	0	0	0	0
51	1340	20.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
52	1320	20.5	0	0	6	15.9	0	0	2	4.4	0	0	0	0
53	1320	29.5	0	0	0	0	1	11.9	0	0	0	0	0	0
54	1335	20.5	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2.0	0	0
55	1350	29.5	1	1.6	1	3.0	0	0	1	5.4	1	9.5	0	0
56	1350	29.5	2	7.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
57	1355	29.5	2	9.9	0	0	0	0	0	0	6	9.0	0	0
58	1325	50.0	0	0	2	5.9	0	0	0	0	0	0	0	0
59	1330	29.5	0	0	0	0	0	0	1	3.0	0	0	0	0
60	1335	20.5	0	0	4	14.0	0	0	2	7.7	0	0	0	0

Cuadrados de muestreo			Especies											
			Cp		Cs		Gc		Gf		Cl		Ab	
Nº	Altitud(m)	Pendiente(%)	Den	Cob	Den	Cob	Den	Cob	Den	Cob	Den	Cob	Den	Cob
61	1295	20.5	0	0	7	31.1	0	0	3	24.8	0	0	0	0
62	1290	29.5	0	0	0	0	4	21.0	0	0	0	0	0	0
63	1295	20.5	0	0	0	0	0	0	3	32.4	0	0	0	0
64	1295	29.5	0	0	1	0.9	0	0	3	47.6	0	0	0	0
65	1310	20.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
66	1315	20.5	7	14.0	0	0	1	12.9	0	0	0	0	0	0
67	1320	20.5	1	1.7	0	0	0	0	1	4.6	0	0	0	0
68	1325	29.5	0	0	0	0	2	8.8	1	1.8	3	1.9	0	0
69	1330	29.5	4	7.4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
70	1325	29.5	4	13.8	6	4.6	0	0	1	1.2	0	0	0	0
71	1245	20.5	0	0	2	11.2	0	0	0	0	0	0	0	0
72	1255	15.6	1	5.0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
73	1260	15.6	0	0	1	6.1	0	0	0	0	0	0	0	0
74	1260	15.6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
75	1275	20.5	0	0	1	0.5	1	7.4	0	0	0	0	0	0
76	1280	50.0	0	0	1	12.5	0	0	0	0	0	0	0	0
77	1300	20.5	0	0	1	2.4	1	11.3	0	0	0	0	0	0
78	1300	15.5	0	0	1	1.0	0	0	1	7.4	0	0	0	0
79	1300	20.5	0	0	0	0	0	0	2	2.3	0	0	0	0
80	1285	20.5	0	0	4	8.3	0	0	4	10.4	0	0	0	0
81	1220	20.5	1	4.5	0	0	2	25.2	0	0	0	0	0	0
82	1215	0.0	0	0	0	0	2	29.2	0	0	0	0	0	0
83	1230	15.6	2	4.0	0	0	1	3.6	0	0	0	0	1	2.1
84	1230	15.6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	15.3
85	1240	15.6	0	0	1	2.9	0	0	0	0	0	0	1	3.0
86	1255	12.6	0	0	0	0	0	0	1	43.2	0	0	0	0
87	1255	15.6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
88	1250	15.6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
89	1250	15.6	1	1.7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
90	1245	20.5	0	0	1	2.5	0	0	0	0	0	0	2	7.1
91	1200	15.6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
92	1205	20.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
93	1215	29.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
94	1205	29.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
95	1220	29.5	0	0	0	0	0	0	0	0	1	8.8	0	0
96	1220	0.0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
97	1225	12.6	0	0	0	0	0	0	1	1.9	0	0	4	26.0
98	1220	29.5	0	0	1	2.3	0	0	0	0	0	0	1	3.0
99	1215	0.0	0	0	1	3.3	0	0	0	0	0	0	0	0
100	1215	20.5	0	0	0	0	0	0	2	41.0	0	0	0	0
101	1185	7.0	0	0	5	47.3	0	0	0	0	0	0	2	17.1
102	1190	12.6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
103	1195	20.5	0	0	0	0	0	0	0	0	1	5.7	0	0
104	1195	10.5	0	0	1	5.7	0	0	0	0	3	25.2	0	0
105	1205	20.5	4	8.6	0	0	0	0	0	0	0	0	1	6.0
106	1210	9.0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
107	1205	10.5	0	0	0	0	1	58.1	0	0	0	0	1	7.3
108	1195	15.6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
109	1195	15.6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
110	1190	6.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
111	1190	7.9	0	0	3	6.7	0	0	0	0	0	0	3	24.6
112	1195	12.6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	12.0
113	1190	5.8	0	0	0	0	1	3.0	0	0	0	0	1	5.6
114	1185	15.6	0	0	0	0	1	8.0	0	0	0	0	2	14.8
115	1185	15.6	0	0	0	0	2	16.4	0	0	0	0	3	16.4
116	1190	6.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
117	1190	7.0	0	0	3	11.2	0	0	0	0	0	0	0	0
118	1190	5.8	0	0	5	15.8	0	0	1	10.1	0	0	0	0
119	1180	15.6	0	0	0	0	1	9.8	1	9.4	0	0	0	0
120	1185	20.5	0	0	0	0	0	0	0	0	1	8.7	0	0

Densidad por hectárea de los 6 arbustos en los 120 cuadrados de 4 m²

Especie	Parcelas de 1 hectárea												Nº total individuos	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	(480 m ²)	(10000 m ²)
Cp	45	29	37	75	19	5	16	1	4	0	4	0	235	4896
Cs	1	0	0	0	6	13	14	11	2	2	6	11	66	1375
Gc	21	0	6	2	9	1	7	2	5	0	1	5	59	1229
Gf	0	13	4	4	0	6	12	7	1	3	0	2	52	1083
Ah	5	2	0	0	0	0	0	0	6	5	4	10	32	667
Cl	9	0	4	7	7	8	3	0	0	1	4	1	44	917
TOTAL	81	44	51	88	41	33	52	21	18	11	19	29	488	10167

Porcentaje de cobertura de los 6 arbustos en los 120 cuadrados de 4 m²

Esp	Parcelas de 1 hectárea												Cob.
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
Cp	14.31	11.94	9.56	62.71	5.19	1.90	3.69	0.50	1.02	0	0.86	0	9.31
Cs	0.52	0	0	0	2.15	3.88	3.66	4.20	0.54	0.56	5.30	3.37	2.01
Gc	14.40	0	3.97	2.39	6.88	1.19	4.27	1.87	5.80	0	5.81	3.37	4.16
Gf	0	23.98	9.72	2.78	0	2.05	11.24	2.01	4.32	4.29	0	1.95	5.19
Ah	7.54	1.84	0	0	0	0	0	0	2.75	2.90	3.04	7.34	2.12
Cl	4.70	0	1.55	8.04	2.38	2.05	0.19	0	0	0.88	3.09	0.87	1.98
TOTAL													24.80

Cp = *Cytisus purgans* (L.) Boiss.

Cs = *Cytisus scoparius* (L.) link

Gc = *Genista cinerea* (Vill.) DC. subsp. *cinerascens* (Lange) Rivas-Martínez

Gf = *Genista florida* L.

Ah = *Adenocarpus hispanicus* (Lam.) DC. subsp. *hispanicus*

Cl = *Cistus laurifolius* L.

5. Temperaturas y precipitaciones medias mensuales y anuales y días de nieve al año para la altitud de 1200 m calculadas por el método de Gandullo et al. (1976)

Meses												Anual	
E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D		
2.9	3.7	5.8	8.0	12.6	16.7	21.1	20.8	15.5	11.6	5.1	2.9	10.6	T
6.8	7.2	10.9	12.8	18.7	22.8	28.1	27.6	22.7	16.3	9.3	6.8	15.8	M
-1.2	-0.8	1.1	2.7	7.0	10.6	14.2	13.9	10.4	6.7	1.3	-1.3	5.4	m
16.6	14.6	17.6	20.6	26.2	31.1	33.8	33.0	28.7	23.2	16.5	13.3	33.8	A
-7.2	-6.3	-5.0	-2.2	0.6	3.0	8.0	7.8	5.5	0.8	-4.1	-6.7	-7.2	a
92.9	105.8	100.6	80.9	66.2	67.9	9.5	18.5	70.5	121.2	126.9	119.4	980.3	P
												19.7	N
												90.6	G

T = temperatura media mensual (°C)
M = temperatura media de las máximas (°C)
m = temperatura media de las mínimas (°C)
A = temperatura máxima absoluta (°C)
a = temperatura mínima absoluta (°C)
P = precipitación media mensual (mm)
N = nº de días al año con precipitaciones de nieve
G = nº de días al año con precipitaciones de nieve + agua

6. Fenología de los 6 arbustos desde el 03-94 al 02-98

Cytisus purgans

	03-94 a 02-95	03-95 a 02-96	03-96 a 02-97	03-97 a 02-98
Tallos				
Salida.....:	Todo el año	Todo el año	Todo el año	Todo el año
Máxima salida..:	Abril	Abril	Abril	Marzo
Caída.....:	Todo el año	Todo el año	Todo el año	Todo el año
Máxima caída...:	Septiembre	Julio	Septiembre	Junio
Mínima caída...:	Febrero	Octubre	Abril	Abril
Hojas				
Primera salida..:	Abril	Abril	Abril	Marzo
Máxima salida..:	Mayo	Mayo	Mayo	Abril
Última salida..:	Mayo	Mayo	Junio	Mayo
Primera caída...:	Mayo	Mayo	Mayo	Abril
Máxima caída...:	Junio	Junio	Julio	Mayo
Última caída...:	Septiembre	Agosto	Octubre	Agosto
Flores				
Primera salida..:	Abril	Abril	Abril	Marzo
Máxima salida..:	Mayo	Mayo	Mayo	Abril
Última salida..:	Mayo	Mayo	Junio	Mayo
Primera caída...:	Mayo	Abril	Mayo	Abril
Máxima caída...:	Mayo	Mayo	Junio	Mayo
Última caída...:	Septiembre	Julio	Septiembre	Agosto
Frutos				
Primera salida..:	Mayo	Abril	Mayo	Abril
Máxima salida..:	Mayo	Mayo	Junio	Mayo
Última salida..:	Junio	Mayo	Junio	Mayo
Primera caída...:	Mayo	Mayo	Junio	Abril
Máxima caída...:	Julio	Junio	Julio	Junio
Última caída...:	Marzo (1995)	Abril (1996)	Febrero	Febrero

Cytisus scoparius

	03-94 a 02-95	03-95 a 02-96	03-96 a 02-97	03-97 a 02-98
Tallos				
Salida.....:	Todo el año	Todo el año	Todo el año	Todo el año
Máxima salida..:	Abril	Abril	Abril	Marzo
Caída.....:	Todo el año	Todo el año	Todo el año	Todo el año
Máxima caída...:	Septiembre	Febrero	Septiembre	Noviembre
Mínima caída...:	Marzo	Octubre	Abril	Agosto
Hojas				
Primera salida..:	Abril	Abril	Abril	Marzo
Máxima salida..:	Mayo	Mayo	Mayo	Mayo
Última salida..:	Junio	Junio	Junio	Julio
Primera caída...:	Abril	Abril	Mayo	Abril
Máxima caída...:	Julio	Julio	Julio	Agosto
Última caída...:	Diciembre	Octubre	Noviembre	Octubre
Flores				
Primera salida..:	Abril	Abril	Mayo	Abril
Máxima salida..:	Mayo	Mayo	Mayo	Abril
Última salida..:	Junio	Mayo	Junio	Mayo
Primera caída...:	Abril	Abril	Mayo	Abril
Máxima caída...:	Junio	Mayo	Junio	Mayo
Última caída...:	Octubre	Agosto	Septiembre	Agosto
Frutos				
Primera salida..:	Mayo	Abril	Mayo	Abril
Máxima salida..:	Junio	Mayo	Junio	Mayo
Última salida..:	Junio	Junio	Julio	Julio
Primera caída...:	Junio	Abril	Mayo	Mayo
Máxima caída...:	Julio	Julio	Agosto	Agosto
Última caída...:	Marzo (1995)	Marzo (1996)	Febrero	Febrero

Adenocarpus hispanicus

		03-94 a 02-95	03-95 a 02-96	03-96 a 02-97	03-97 a 02-98
Tallos	Salida.....:	Todo el año	Todo el año	Todo el año	Todo el año
	Máxima salida..:	Marzo	Marzo	Marzo	Marzo
	Caída.....:	Todo el año	Todo el año	Todo el año	Todo el año
	Máxima caída...:	Septiembre	Febrero	Septiembre	Noviembre
	Mínima caída...:	Octubre	Marzo	Noviembre	Marzo
Hojas	Salida.....:	Todo el año	Todo el año	Todo el año	Todo el año
	Máxima salida..:	Abril	Abril	Abril	Marzo
	Caída.....:	Todo el año	Todo el año	Todo el año	Todo el año
	Máxima caída...:	Julio	Junio	Junio	Julio
	Mínima caída...:	Noviembre	Marzo	Enero	Enero
Flores	Primera salida..:	Abril	Abril	Abril	Marzo
	Máxima salida..:	Mayo	Mayo	Mayo	Abril
	Última salida..:	Mayo	Junio	Mayo	Abril
	Primera caída...:	Abril	Abril	Abril	Marzo
	Máxima caída...:	Mayo	Junio	Mayo	Abril
	Última caída...:	Septiembre	Agosto	Septiembre	Agosto
Frutos	Primera salida..:	Abril	Abril	Abril	Marzo
	Máxima salida..:	Mayo	Junio	Mayo	Abril
	Última salida..:	Junio	Junio	Junio	Junio
	Primera caída...:	Mayo	Mayo	Mayo	Marzo
	Máxima caída...:	Julio	Julio	Julio	Julio
	Última caída...:	Enero	Marzo (1996)	Octubre	Febrero

Genista florida

		03-94 a 02-95	03-95 a 02-96	03-96 a 02-97	03-97 a 02-98
Tallos	Salida.....:	Todo el año	Todo el año	Todo el año	Todo el año
	Máxima salida..:	Abril	Abril	Abril	Marzo
	Caída.....:	Todo el año	Todo el año	Todo el año	Todo el año
	Máxima caída...:	Julio	Julio	Septiembre	Noviembre
	Mínima caída...:	Febrero	Abril	Marzo	Marzo
Hojas	Salida.....:	Todo el año	Todo el año	Todo el año	Todo el año
	Máxima salida..:	Mayo	Mayo	Mayo	Abril
	Caída.....:	Todo el año	Todo el año	Todo el año	Todo el año
	Máxima caída...:	Julio	Julio	Septiembre	Septiembre
	Mínima caída...:	Marzo	Marzo	Abril	Marzo
Flores	Primera salida..:	Mayo	Mayo	Mayo	Abril
	Máxima salida..:	Junio	Junio	Junio	Mayo
	Última salida..:	Junio	Junio	Julio	Junio
	Primera caída...:	Junio	Mayo	Junio	Mayo
	Máxima caída...:	Junio	Junio	Julio	Junio
	Última caída...:	Septiembre	Septiembre	Septiembre	Agosto
Frutos	Primera salida..:	Junio	Mayo	Junio	Mayo
	Máxima salida..:	Junio	Junio	Julio	Junio
	Última salida..:	Julio	Junio	Julio	Julio
	Primera caída...:	Junio	Mayo	Junio	Mayo
	Máxima caída...:	Julio	Julio	Julio	Septiembre
	Última caída...:	Abril (1995)	Abril (1996)	Abril (1997)	Febrero

Genista cinerea

	03-94 a 02-95	03-95 a 02-96	03-96 a 02-97	03-97 a 02-98
Tallos				
Salida.....:	Todo el año	Todo el año	Todo el año	Todo el año
Máxima salida..:	Abril	Abril	Abril	Marzo
Caída.....:	Todo el año	Todo el año	Todo el año	Todo el año
Máxima caída...:	Septiembre	Julio	Septiembre	Agosto
Mínima caída...:	Febrero	Mayo	Enero	Abril
Hojas				
Primera salida..:	Abril	Abril	Mayo	Marzo
Máxima salida..:	Mayo	Mayo	Mayo	Mayo
Última salida..:	Junio	Junio	Junio	Julio
Primera caída...:	Mayo	Abril	Junio	Abril
Máxima caída...:	Julio	Julio	Julio	Agosto
Última caída...:	Septiembre	Septiembre	Septiembre	Octubre
Flores				
Primera salida..:	Mayo	Mayo	Mayo	Abril
Máxima salida..:	Junio	Junio	Junio	Mayo
Última salida..:	Junio	Junio	Junio	Junio
Primera caída...:	Mayo	Mayo	Junio	Abril
Máxima caída...:	Junio	Junio	Junio	Junio
Última caída...:	Septiembre	Septiembre	Septiembre	Septiembre
Frutos				
Primera salida..:	Mayo	Mayo	Junio	Mayo
Máxima salida..:	Junio	Junio	Junio	Junio
Última salida..:	Junio	Junio	Julio	Julio
Primera caída...:	Mayo	Junio	Junio	Junio
Máxima caída...:	Julio	Julio	Agosto	Agosto
Última caída...:	Enero	Mayo (1996)	Febrero	Febrero

Cistus laurifolius

	03-94 a 02-95	03-95 a 02-96	03-96 a 02-97	03-97 a 02-98
Tallos				
Salida.....:	Todo el año	Todo el año	Todo el año	Todo el año
Máxima salida..:	Abril	Abril	Abril	Marzo
Caída.....:	Todo el año	Todo el año	Todo el año	Todo el año
Máxima caída...:	Septiembre	Enero	Septiembre	Noviembre
Mínima caída...:	Febrero	Junio	Abril	Abril
Hojas				
Salida.....:	Todo el año	Todo el año	Todo el año	Todo el año
Máxima salida..:	Mayo	Mayo	Mayo	Abril
Caída.....:	Todo el año	Todo el año	Todo el año	Todo el año
Máxima caída...:	Julio	Julio	Julio	Agosto
Mínima caída...:	Abril	Marzo	Marzo	Marzo
Flores				
Primera salida..:	Mayo	Mayo	Mayo	Abril
Máxima salida..:	Junio	Mayo	Junio	Mayo
Última salida..:	Junio	Junio	Junio	Junio
Primera caída...:	Junio	Mayo	Junio	Mayo
Máxima caída...:	Junio	Junio	Junio	Junio
Última caída...:	Septiembre	Septiembre	Septiembre	Septiembre
Frutos				
Primera salida..:	Junio	Mayo	Junio	Mayo
Máxima salida..:	Junio	Junio	Junio	Junio
Última salida..:	Julio	Junio	Julio	Junio
Primera caída...:	Junio	Mayo	Junio	Mayo
Máxima caída...:	Septiembre	Diciembre	Septiembre	Noviembre
Última caída...:	Mayo (1995)	Mayo (1996)	Abril (1997)	Febrero

7. Desfronde mensual (g/m² peso seco) de los 6 arbustos
desde el 03-94 al 02-98

Especie	(28-03-94)	Tallos	Hojas	Flores	Frutos	Total
<i>C.purgans</i>	MEDIA	6.230	0	0	0.417	6.647
	± ERROR	± 2.324	0	0	± 0.302	± 2.626
<i>C.scoparius</i>	MEDIA	1.273	0	0	0.648	1.922
	± ERROR	± 0.180	0	0	± 0.367	± 0.203
<i>A.hispanicus</i>	MEDIA	1.309	3.511	0	0	4.827
	± ERROR	± 0.806	± 0.669	0	0	± 1.151
<i>G.florida</i>	MEDIA	4.078	0.055	0	0	4.133
	± ERROR	± 0.664	± 0.039	0	0	± 0.695
<i>G.cinerea</i>	MEDIA	8.260	0.027	0	0	8.287
	± ERROR	± 5.407	± 0.013	0	0	± 5.407
<i>C.laurifolius</i>	MEDIA	1.492	0.555	0	0	2.047
	± ERROR	± 0.383	± 0.297	0	0	± 0.125

Especie	(28-04-94)	Tallos	Hojas	Flores	Frutos	Total
<i>C.purgans</i>	MEDIA	7.921	0	0	0.093	8.022
	± ERROR	± 2.468	0	0	± 0.093	± 2.561
<i>C.scoparius</i>	MEDIA	3.586	0.070	0.039	0	3.695
	± ERROR	± 1.664	± 0.062	± 0.039	0	± 1.750
<i>A.hispanicus</i>	MEDIA	1.072	3.180	3.432	0	7.676
	± ERROR	± 0.115	± 1.612	± 1.691	0	± 3.252
<i>G.florida</i>	MEDIA	5.578	0.477	0	0	6.055
	± ERROR	± 3.219	± 0.406	0	0	± 3.594
<i>G.cinerea</i>	MEDIA	4.867	0	0	0.033	4.900
	± ERROR	± 1.767	0	0	± 0.033	± 1.800
<i>C.laurifolius</i>	MEDIA	2.617	0.508	0	0.258	3.383
	± ERROR	± 1.195	± 0.344	0	± 0.226	± 1.750

Especie	(28-05-94)	Tallos	Hojas	Flores	Frutos	Total
<i>C.purgans</i>	MEDIA	4.180	0.007	8.935	0.561	13.683
	± ERROR	± 0.871	± 0.007	± 4.353	± 0.209	± 3.489
<i>C.scoparius</i>	MEDIA	1.328	0.391	17.133	0	18.852
	± ERROR	± 0.641	± 0.055	± 11.531	0	± 12.031
<i>A.hispanicus</i>	MEDIA	1.820	16.273	8.655	0.777	27.525
	± ERROR	± 1.129	± 12.058	± 4.453	± 0.633	± 17.086
<i>G.florida</i>	MEDIA	9.000	2.672	0	0.211	11.883
	± ERROR	± 2.914	± 1.766	± 0	± 0.211	± 4.563
<i>G.cinerea</i>	MEDIA	7.940	0.067	1.867	0.020	9.893
	± ERROR	± 2.253	± 0.027	± 0.653	± 0.020	± 2.060
<i>C.laurifolius</i>	MEDIA	1.883	4.102	0	1.172	7.156
	± ERROR	± 0.930	± 2.016	0	± 0.570	± 2.187

Especie	(28-06-94)	Tallos	Hojas	Flores	Frutos	Total
<i>C.purgans</i>	MEDIA	12.245	0.201	0.259	1.791	14.504
	± ERROR	± 5.835	± 0.108	± 0.129	± 0.317	± 5.612
<i>C.scoparius</i>	MEDIA	1.758	2.195	50.797	9.820	65.010
	± ERROR	± 0.836	± 0.789	± 14.711	± 5.570	± 19.766
<i>A.hispanicus</i>	MEDIA	1.281	33.316	2.432	3.460	40.496
	± ERROR	± 0.353	± 17.424	± 0.230	± 2.043	± 19.640
<i>G.florida</i>	MEDIA	14.250	3.187	40.477	2.180	60.094
	± ERROR	± 6.273	± 1.711	± 4.305	± 1.516	± 13.719
<i>G.cinerea</i>	MEDIA	8.460	1.447	64.893	1.507	76.300
	± ERROR	± 1.087	± 0.560	± 29.760	± 0.513	± 30.753
<i>C.laurifolius</i>	MEDIA	1.969	9.094	61.508	0.172	72.742
	± ERROR	± 0.875	± 4.195	± 13.187	± 0.172	± 8.297

Especie	(29-07-94)	Tallos	Hojas	Flores	Frutos	Total
<i>C.purgans</i>	MEDIA	4.511	0.388	0.187	5.856	10.942
	± ERROR	± 1.683	± 0.360	± 0.151	± 2.323	± 3.892
<i>C.scoparius</i>	MEDIA	2.648	18.812	0.781	40.617	62.859
	± ERROR	± 1.375	± 2.594	± 0.062	± 29.023	± 27.336
<i>A.hispanicus</i>	MEDIA	0.645	56.626	0.252	48.683	105.906
	± ERROR	± 0.180	± 11.324	± 0.101	± 17.094	± 25.561
<i>G.florida</i>	MEDIA	39.281	29.489	27.133	21.609	108.328
	± ERROR	± 2.187	± 7.266	± 6.531	± 9.914	± 18.258
<i>G.cinerea</i>	MEDIA	72.287	6.353	5.700	21.133	105.473
	± ERROR	± 33.633	± 3.353	± 2.967	± 13.047	± 29.387
<i>C.laurifolius</i>	MEDIA	1.648	142.125	19.055	3.984	166.648
	± ERROR	± 0.523	± 14.039	± 4.594	± 2.469	± 16.273

Especie	(28-08-94)	Tallos	Hojas	Flores	Frutos	Total
<i>C.purgans</i>	MEDIA	7.281	0.057	0.101	2.417	9.856
	+ ERROR	+ 4.194	+ 0.029	+ 0.050	+ 0.331	+ 4.468
<i>C.scoparius</i>	MEDIA	2.656	7.578	0.594	21.945	32.797
	+ ERROR	+ 0.695	+ 2.641	+ 0.133	+ 0.766	+ 3.555
<i>A.hispanicus</i>	MEDIA	1.022	8.611	0.101	5.252	14.993
	+ ERROR	+ 0.647	+ 3.216	+ 0.072	+ 0.367	+ 3.331
<i>G.florida</i>	MEDIA	33.039	17.008	0.492	21.008	71.547
	+ ERROR	+ 3.359	+ 3.500	+ 0.102	+ 4.922	+ 10.359
<i>G.cinerea</i>	MEDIA	71.280	1.387	0.940	10.787	84.393
	+ ERROR	+ 28.873	+ 1.153	+ 0.466	+ 4.880	+ 30.880
<i>C.laurifolius</i>	MEDIA	2.945	31.258	3.086	5.062	42.352
	+ ERROR	+ 0.602	+ 1.820	+ 0.336	+ 1.531	+ 2.687

Especie	(28-09-94)	Tallos	Hojas	Flores	Frutos	Total
<i>C.purgans</i>	MEDIA	84.561	0.022	0.194	2.230	87.007
	+ ERROR	+ 31.612	+ 0.014	+ 0.101	+ 1.007	+ 32.691
<i>C.scoparius</i>	MEDIA	32.992	1.312	0.617	20.289	55.219
	+ ERROR	+ 7.852	+ 0.688	+ 0.203	+ 3.805	+ 8.180
<i>A.hispanicus</i>	MEDIA	30.158	8.410	0.173	3.360	42.108
	+ ERROR	+ 1.151	+ 4.043	+ 0.050	+ 1.252	+ 4.086
<i>G.florida</i>	MEDIA	36.250	16.914	0.266	16.117	69.547
	+ ERROR	+ 1.208	+ 7.359	+ 0.117	+ 3.430	+ 11.133
<i>G.cinerea</i>	MEDIA	78.167	0.113	0.440	3.087	81.807
	+ ERROR	+ 15.953	+ 0.733	+ 0.207	+ 2.747	+ 18.207
<i>C.laurifolius</i>	MEDIA	29.937	20.203	0.766	18.086	69.000
	+ ERROR	+ 3.250	+ 2.500	+ 0.125	+ 3.227	+ 3.594

Especie	(28-10-94)	Tallos	Hojas	Flores	Frutos	Total
<i>C.purgans</i>	MEDIA	4.446	0	0	0.655	5.101
	+ ERROR	+ 1.863	+ 0	+ 0	+ 0.094	+ 1.935
<i>C.scoparius</i>	MEDIA	1.312	0.047	0.094	1.211	2.664
	+ ERROR	+ 0.805	+ 0.008	+ 0.008	+ 0.117	+ 0.922
<i>A.hispanicus</i>	MEDIA	0.158	3.158	0	0	3.316
	+ ERROR	+ 0.094	+ 1.281	+ 0	+ 0	+ 1.367
<i>G.florida</i>	MEDIA	9.977	17.336	0	0.031	27.766
	+ ERROR	+ 4.515	+ 6.698	+ 0	+ 0.219	+ 11.117
<i>G.cinerea</i>	MEDIA	6.560	0	0	0.073	6.633
	+ ERROR	+ 4.233	+ 0	+ 0	+ 0.047	+ 4.280
<i>C.laurifolius</i>	MEDIA	2.208	4.602	0	4.977	12.086
	+ ERROR	+ 0.820	+ 1.008	+ 0	+ 1.070	+ 1.586

Especie	(28-11-94)	Tallos	Hojas	Flores	Frutos	Total
<i>C.purgans</i>	MEDIA	5.475	0	0	0.230	5.705
	+ ERROR	+ 0.266	+ 0	+ 0	+ 0.137	+ 0.374
<i>C.scoparius</i>	MEDIA	1.469	0.055	0	1.930	3.445
	+ ERROR	+ 0.055	+ 0.008	+ 0	+ 0.938	+ 0.875
<i>A.hispanicus</i>	MEDIA	0.432	2.611	0	0	3.043
	+ ERROR	+ 0.237	+ 1.036	+ 0	+ 0	+ 1.223
<i>G.florida</i>	MEDIA	5.875	7.195	0	0.156	13.227
	+ ERROR	+ 2.125	+ 1.906	+ 0	+ 0.078	+ 2.547
<i>G.cinerea</i>	MEDIA	5.393	0	0	0	5.393
	+ ERROR	+ 0.946	+ 0	+ 0	+ 0	+ 0.946
<i>C.laurifolius</i>	MEDIA	2.922	6.211	0	7.164	16.297
	+ ERROR	+ 0.430	+ 4.234	+ 0	+ 3.375	+ 7.969

Especie	(28-12-94)	Tallos	Hojas	Flores	Frutos	Total
<i>C.purgans</i>	MEDIA	6.883	0	0	0.122	6.360
	+ ERROR	+ 1.540	+ 0	+ 0	+ 0.122	+ 1.532
<i>C.scoparius</i>	MEDIA	2.883	0.008	0	2.250	5.141
	+ ERROR	+ 1.078	+ 0	+ 0	+ 0.148	+ 1.219
<i>A.hispanicus</i>	MEDIA	0.777	5.252	0	0	6.022
	+ ERROR	+ 0.576	+ 2.266	+ 0	+ 0	+ 2.612
<i>G.florida</i>	MEDIA	4.141	0.492	0	0.414	5.039
	+ ERROR	+ 0.445	+ 0.219	+ 0	+ 0.102	+ 0.617
<i>G.cinerea</i>	MEDIA	6.607	0	0	0	6.607
	+ ERROR	+ 1.900	+ 0	+ 0	+ 0	+ 1.900
<i>C.laurifolius</i>	MEDIA	3.391	3.516	0	3.477	10.383
	+ ERROR	+ 0.430	+ 0.836	+ 0	+ 0.242	+ 1.219

Especie	(28-01-95)	Tallos	Hojas	Flores	Frutos	Total
<i>C.purgans</i>	MEDIA	9.115	0	0	0	9.115
	± ERROR	± 1.583	0	0	0	± 1.583
<i>C.scoparius</i>	MEDIA	8.375	0	0	2.437	10.812
	± ERROR	± 3.898	0	0	± 0.547	± 4.430
<i>A.hispanicus</i>	MEDIA	2.798	3.734	0	0.604	7.137
	± ERROR	± 1.230	± 1.367	0	± 0.604	± 2.741
<i>G.florida</i>	MEDIA	3.680	0.328	0	0.523	4.523
	± ERROR	± 1.078	± 0.109	0	± 0.094	± 1.211
<i>G.cinerea</i>	MEDIA	15.113	0	0	0.080	15.193
	± ERROR	± 11.033	0	0	± 0.080	± 11.120
<i>C.laurifolius</i>	MEDIA	4.078	1.664	0	2.437	8.180
	± ERROR	± 1.617	± 0.602	0	± 0.367	± 1.867

Especie	(28-02-95)	Tallos	Hojas	Flores	Frutos	Total
<i>C.purgans</i>	MEDIA	2.863	0	0	0.072	2.935
	± ERROR	± 0.209	0	0	± 0.072	± 0.137
<i>C.scoparius</i>	MEDIA	2.297	0	0	0.711	3.000
	± ERROR	± 0.680	0	0	± 0.078	± 0.617
<i>A.hispanicus</i>	MEDIA	0.216	4.964	0	0	5.180
	± ERROR	± 0.108	± 1.849	0	0	± 1.798
<i>G.florida</i>	MEDIA	2.469	0.305	0	0.047	2.820
	± ERROR	± 0.375	± 0.102	0	± 0.047	± 0.289
<i>G.cinerea</i>	MEDIA	5.013	0	0	0	5.013
	± ERROR	± 2.247	0	0	0	± 2.247
<i>C.laurifolius</i>	MEDIA	1.195	2.242	0	1.367	4.812
	± ERROR	± 0.484	± 0.727	0	± 0.125	± 1.313

Especie	(27-03-95)	Tallos	Hojas	Flores	Frutos	Total
<i>C.purgans</i>	MEDIA	2.324	0	0	0.022	2.345
	± ERROR	± 0.439	0	0	± 0.216	± 0.439
<i>C.scoparius</i>	MEDIA	2.367	0	0	0.359	2.734
	± ERROR	± 0.617	0	0	± 0.289	± 0.325
<i>A.hispanicus</i>	MEDIA	0.360	1.209	0	0	1.568
	± ERROR	± 0.230	± 0.439	0	0	± 0.662
<i>G.florida</i>	MEDIA	4.352	0.086	0	0.164	4.602
	± ERROR	± 1.750	± 0.032	0	± 0.164	± 1.875
<i>G.cinerea</i>	MEDIA	2.533	0	0	0	2.533
	± ERROR	± 1.500	0	0	0	± 1.500
<i>C.laurifolius</i>	MEDIA	1.531	0.187	0	0.297	2.016
	± ERROR	± 0.406	± 0.187	0	± 0.156	± 0.398

Especie	(29-04-95)	Tallos	Hojas	Flores	Frutos	Total
<i>C.purgans</i>	MEDIA	2.914	0	0.029	0	2.935
	± ERROR	± 0.597	0	± 0.029	0	± 0.619
<i>C.scoparius</i>	MEDIA	3.023	0.430	0.187	0.039	3.680
	± ERROR	± 0.797	± 0.086	± 0.078	± 0.039	± 0.945
<i>A.hispanicus</i>	MEDIA	1.993	4.885	1.676	0	8.554
	± ERROR	± 0.691	± 2.849	± 0.453	0	± 3.288
<i>G.florida</i>	MEDIA	2.758	0.500	0	0.062	3.320
	± ERROR	± 1.305	± 0.320	0	± 0.031	± 1.190
<i>G.cinerea</i>	MEDIA	2.880	0.133	0	0	3.013
	± ERROR	± 1.087	± 0.113	0	0	± 1.180
<i>C.laurifolius</i>	MEDIA	1.437	0.914	0	0.180	2.531
	± ERROR	± 0.188	± 0.500	0	± 0.180	± 0.523

Especie	(28-05-95)	Tallos	Hojas	Flores	Frutos	Total
<i>C.purgans</i>	MEDIA	9.273	0.101	9.870	0.770	20.014
	± ERROR	± 4.122	± 0.022	± 4.612	± 0.424	± 3.906
<i>C.scoparius</i>	MEDIA	3.008	0.820	33.219	0.211	37.258
	± ERROR	± 0.563	± 0.117	± 9.125	± 0.148	± 9.695
<i>A.hispanicus</i>	MEDIA	1.266	34.173	3.986	0.273	39.705
	± ERROR	± 0.576	± 29.173	± 2.065	± 0.201	± 28.755
<i>G.florida</i>	MEDIA	9.484	3.906	0.500	0.219	14.117
	± ERROR	± 4.758	± 3.125	± 0.289	± 0.117	± 8.219
<i>G.cinerea</i>	MEDIA	1.247	0.067	1.853	0	3.167
	± ERROR	± 0.387	± 0.007	± 1.067	0	± 0.713
<i>C.laurifolius</i>	MEDIA	1.945	1.305	0.289	0.633	4.180
	± ERROR	± 0.664	± 0.656	± 0.289	± 0.406	± 0.859

Especie	(29-06-95)	Tallos	Hojas	Flores	Frutos	Total
<i>C.purgans</i>	MEDIA	4.331	0.374	0.187	0.935	5.834
	± ERROR	± 0.935	± 0.173	± 0.137	± 0.381	± 1.590
<i>C.scoparius</i>	MEDIA	1.672	1.172	20.695	8.687	32.219
	± ERROR	± 0.484	± 0.453	± 3.633	± 2.906	± 2.852
<i>A.hispanicus</i>	MEDIA	4.360	53.669	1.928	0.352	60.309
	± ERROR	± 3.957	± 15.741	± 1.223	± 0.029	± 10.604
<i>G.florida</i>	MEDIA	35.101	36.211	16.344	4.250	91.906
	± ERROR	± 6.523	± 16.094	± 3.758	± 1.289	± 19.938
<i>G.cinerea</i>	MEDIA	11.820	1.953	10.393	0.560	24.733
	± ERROR	± 2.247	± 1.013	± 8.067	± 0.207	± 5.993
<i>C.laurifolius</i>	MEDIA	1.367	44.680	47.836	0.469	94.609
	± ERROR	± 0.484	± 22.016	± 14.289	± 0.234	± 24.406

Especie	(29-07-95)	Tallos	Hojas	Flores	Frutos	Total
<i>C.purgans</i>	MEDIA	14.842	0.072	0.065	0.453	15.424
	± ERROR	± 7.640	± 0.036	± 0.050	± 0.137	± 7.482
<i>C.scoparius</i>	MEDIA	15.344	13.500	0.820	20.120	49.766
	± ERROR	± 4.734	± 2.109	± 0.203	± 9.461	± 15.703
<i>A.hispanicus</i>	MEDIA	4.532	34.532	0.525	10.633	50.216
	± ERROR	± 0.619	± 10.993	± 0.209	± 2.223	± 10.158
<i>G.florida</i>	MEDIA	61.250	47.789	4.578	15.930	120.547
	± ERROR	± 8.508	± 20.570	± 0.875	± 2.703	± 20.078
<i>G.cinerea</i>	MEDIA	69.667	2.147	0.960	15.200	87.973
	± ERROR	± 12.533	± 1.647	± 0.820	± 12.920	± 21.480
<i>C.laurifolius</i>	MEDIA	10.633	144.844	4.430	8.500	168.406
	± ERROR	± 2.219	± 21.906	± 1.695	± 3.148	± 26.055

Especie	(28-08-95)	Tallos	Hojas	Flores	Frutos	Total
<i>C.purgans</i>	MEDIA	4.705	0.043	0	0.662	5.410
	± ERROR	± 1.835	± 0.029	± 0	± 0.086	± 1.777
<i>C.scoparius</i>	MEDIA	10.195	4.398	0.344	11.414	26.359
	± ERROR	± 3.711	± 1.500	± 0.188	± 3.141	± 2.039
<i>A.hispanicus</i>	MEDIA	1.014	11.086	0.014	4.057	16.173
	± ERROR	± 0.252	± 3.367	± 0.014	± 0.899	± 2.144
<i>G.florida</i>	MEDIA	26.219	7.031	0.633	2.742	36.633
	± ERROR	± 3.852	± 2.063	± 0.250	± 0.719	± 6.390
<i>G.cinerea</i>	MEDIA	57.153	0.387	0.380	6.140	64.060
	± ERROR	± 23.060	± 0.373	± 0.287	± 5.533	± 27.313
<i>C.laurifolius</i>	MEDIA	3.336	24.406	1.141	5.976	34.859
	± ERROR	± 0.336	± 2.000	± 0.148	± 1.273	± 3.156

Especie	(28-09-95)	Tallos	Hojas	Flores	Frutos	Total
<i>C.purgans</i>	MEDIA	4.957	0	0	0.158	5.115
	± ERROR	± 0.971	0	0	± 0.079	± 0.899
<i>C.scoparius</i>	MEDIA	5.445	1.234	0	5.227	11.906
	± ERROR	± 1.500	± 0.836	0	± 1.031	± 3.031
<i>A.hispanicus</i>	MEDIA	1.734	3.597	0	1.504	6.834
	± ERROR	± 0.698	± 0.806	0	± 0.367	± 1.115
<i>G.florida</i>	MEDIA	14.422	8.016	0.047	1.039	23.523
	± ERROR	± 9.227	± 3.016	± 0.047	± 0.234	± 12.234
<i>G.cinerea</i>	MEDIA	11.933	0.007	0.060	1.853	13.858
	± ERROR	± 1.407	± 0.007	± 0.040	± 1.553	± 3.007
<i>C.laurifolius</i>	MEDIA	4.148	10.367	1.156	4.156	19.828
	± ERROR	± 1.414	± 3.992	± 0.680	± 1.383	± 2.594

Especie	(28-10-95)	Tallos	Hojas	Flores	Frutos	Total
<i>C.purgans</i>	MEDIA	0.899	0	0	0	0.899
	± ERROR	± 0.245	0	0	0	± 0.245
<i>C.scoparius</i>	MEDIA	1.633	0.016	0	0.547	2.195
	± ERROR	± 0.266	± 0.008	0	± 0.344	± 0.477
<i>A.hispanicus</i>	MEDIA	0.921	10.187	0	0	11.115
	± ERROR	± 0.813	± 4.180	0	0	± 4.763
<i>G.florida</i>	MEDIA	10.094	12.594	0	0.172	22.852
	± ERROR	± 4.672	± 1.977	0	± 0.172	± 6.641
<i>G.cinerea</i>	MEDIA	2.507	0	0	0.153	2.660
	± ERROR	± 1.420	0	0	± 0.153	± 1.360
<i>C.laurifolius</i>	MEDIA	4.297	4.883	0	0.469	9.648
	± ERROR	± 2.773	± 3.008	0	± 0.258	± 2.836

Especie	(28-11-95)	Tallos	Hojas	Flores	Frutos	Total
C.purgans	MEDIA	3.396	0	0	0.086	3.482
	+ ERROR	+ 1.122	0	0	+ 0.086	+ 1.058
C.scoparius	MEDIA	3.289	0	0	8.437	11.727
	+ ERROR	+ 1.477	0	0	+ 4.297	+ 4.672
A.hispanicus	MEDIA	1.763	9.827	0	0.122	11.712
	+ ERROR	+ 1.504	+ 3.518	0	+ 0.122	+ 3.604
G.florida	MEDIA	8.383	6.969	0	0	15.344
	+ ERROR	+ 6.977	+ 1.875	0	0	+ 7.953
G.cinerea	MEDIA	9.947	0	0	0.293	10.247
	+ ERROR	+ 2.567	0	0	+ 0.227	+ 2.727
C.laurifolius	MEDIA	3.633	10.875	0	5.453	19.961
	+ ERROR	+ 1.133	+ 4.391	0	+ 2.227	+ 1.891

Especie	(28-12-95)	Tallos	Hojas	Flores	Frutos	Total
C.purgans	MEDIA	6.396	0	0	0	6.396
	+ ERROR	+ 3.410	0	0	0	+ 3.410
C.scoparius	MEDIA	9.531	0	0	4.273	13.805
	+ ERROR	+ 1.109	0	0	+ 1.172	+ 2.203
A.hispanicus	MEDIA	1.547	5.251	0	0.101	6.928
	+ ERROR	+ 0.647	+ 1.137	0	+ 0.100	+ 1.453
G.florida	MEDIA	10.258	3.594	0	0.148	14.001
	+ ERROR	+ 6.367	+ 0.844	0	+ 0.102	+ 0.992
G.cinerea	MEDIA	11.573	0	0	0.160	11.733
	+ ERROR	+ 4.167	0	0	+ 0.160	+ 4.113
C.laurifolius	MEDIA	10.977	1.766	0	9.828	22.570
	+ ERROR	+ 3.273	+ 1.766	0	+ 3.086	+ 4.687

Especie	(29-01-96)	Tallos	Hojas	Flores	Frutos	Total
C.purgans	MEDIA	6.345	0	0	0	6.345
	+ ERROR	+ 2.691	0	0	0	+ 2.691
C.scoparius	MEDIA	13.367	0	0	1.055	14.422
	+ ERROR	+ 4.492	0	0	+ 0.523	+ 4.922
A.hispanicus	MEDIA	2.446	5.489	0	0	7.935
	+ ERROR	+ 1.655	+ 0.734	0	0	+ 1.950
G.florida	MEDIA	4.984	0.719	0	0.180	5.883
	+ ERROR	+ 3.695	+ 0.258	0	+ 0.180	+ 3.852
G.cinerea	MEDIA	9.067	0	0	0.113	9.187
	+ ERROR	+ 2.093	0	0	+ 0.113	+ 2.000
C.laurifolius	MEDIA	14.125	1.547	0	2.414	18.086
	+ ERROR	+ 5.156	+ 0.852	0	+ 1.406	+ 6.344

Especie	(29-02-96)	Tallos	Hojas	Flores	Frutos	Total
C.purgans	MEDIA	12.165	0	0	0.101	12.266
	+ ERROR	+ 6.194	0	0	+ 0.101	+ 7.014
C.scoparius	MEDIA	28.000	0	0	0.445	28.453
	+ ERROR	+ 12.094	0	0	+ 0.336	+ 12.030
A.hispanicus	MEDIA	9.158	6.583	0	0	15.741
	+ ERROR	+ 1.964	+ 1.288	0	0	+ 2.273
G.florida	MEDIA	6.852	0.687	0	0.117	7.664
	+ ERROR	+ 2.164	+ 0.109	0	+ 0.031	+ 2.180
G.cinerea	MEDIA	30.507	0	0	0.027	30.533
	+ ERROR	+ 18.767	0	0	+ 0.027	+ 18.760
C.laurifolius	MEDIA	6.984	1.250	0	1.117	9.352
	+ ERROR	+ 1.484	+ 1.086	0	+ 0.242	+ 0.570

Especie	(28-03-96)	Tallos	Hojas	Flores	Frutos	Total
C.purgans	MEDIA	6.396	0	0	0.065	6.453
	+ ERROR	+ 3.791	0	0	+ 0.036	+ 3.791
C.scoparius	MEDIA	2.586	0	0	0.141	2.272
	+ ERROR	+ 0.750	0	0	+ 0.070	+ 0.813
A.hispanicus	MEDIA	0.575	12.770	0	0.050	13.396
	+ ERROR	+ 0.101	+ 3.820	0	+ 0.050	+ 3.799
G.florida	MEDIA	1.055	0.602	0	0	1.648
	+ ERROR	+ 0.047	+ 0.063	0	0	+ 0.102
G.cinerea	MEDIA	3.060	0	0	0	3.060
	+ ERROR	+ 0.433	0	0	0	+ 0.433
C.laurifolius	MEDIA	3.187	0.219	0	0.898	4.312
	+ ERROR	+ 0.984	+ 0.219	0	+ 0.305	+ 1.070

Especie	(27-04-96)	Tallos	Hojas	Flores	Frutos	Total
<i>C.purgans</i>	MEDIA	3.165	0	0	0.065	3.223
	+ ERROR	+ 1.295	0	0	+ 0.029	+ 1.266
<i>C.scoparius</i>	MEDIA	1.383	0	0	0	1.383
	+ ERROR	+ 0.078	0	0	0	+ 0.078
<i>A.hispanicus</i>	MEDIA	0.978	9.914	0.741	0	11.633
	+ ERROR	+ 0.266	+ 1.734	+ 0.309	0	+ 1.273
<i>G.florida</i>	MEDIA	2.406	0.352	0	0.070	2.836
	+ ERROR	+ 1.203	+ 0.078	0	+ 0.070	+ 1.273
<i>G.cinerea</i>	MEDIA	9.553	0	0	0	9.553
	+ ERROR	+ 3.880	0	0	0	+ 3.880
<i>C.laurifolius</i>	MEDIA	0.898	0.062	0	0.187	1.141
	+ ERROR	+ 0.289	+ 0.062	0	+ 0.313	+ 0.242

Especie	(28-05-96)	Tallos	Hojas	Flores	Frutos	Total
<i>C.purgans</i>	MEDIA	7.367	0.230	7.626	0	15.223
	+ ERROR	+ 2.345	+ 0.129	+ 2.540	0	+ 3.209
<i>C.scoparius</i>	MEDIA	2.594	0.781	1.695	0.195	5.266
	+ ERROR	+ 0.516	+ 0.430	+ 0.797	+ 0.109	+ 1.398
<i>A.hispanicus</i>	MEDIA	0.748	10.352	30.489	0.057	41.647
	+ ERROR	+ 0.353	+ 1.683	+ 8.892	+ 0.057	+ 10.683
<i>G.florida</i>	MEDIA	5.055	3.898	0	0	8.953
	+ ERROR	+ 1.453	+ 2.383	0	0	+ 3.797
<i>G.cinerea</i>	MEDIA	8.513	0	0	0.027	8.547
	+ ERROR	+ 4.633	0	0	+ 0.001	+ 4.620
<i>C.laurifolius</i>	MEDIA	2.328	0.445	0	0.437	3.211
	+ ERROR	+ 0.063	+ 0.242	0	+ 0.242	+ 0.188

Especie	(28-06-96)	Tallos	Hojas	Flores	Frutos	Total
<i>C.purgans</i>	MEDIA	7.022	0.331	25.575	3.518	36.446
	+ ERROR	+ 4.065	+ 0.043	+ 10.662	+ 0.511	+ 9.216
<i>C.scoparius</i>	MEDIA	1.500	3.789	17.039	3.102	25.430
	+ ERROR	+ 0.211	+ 1.938	+ 1.969	+ 0.711	+ 3.945
<i>A.hispanicus</i>	MEDIA	1.504	97.065	12.230	8.460	119.259
	+ ERROR	+ 1.014	+ 57.259	+ 4.566	+ 3.719	+ 61.583
<i>G.florida</i>	MEDIA	21.797	7.148	14.062	0.180	43.195
	+ ERROR	+ 9.977	+ 3.672	+ 6.234	+ 0.070	+ 13.031
<i>G.cinerea</i>	MEDIA	8.013	0.300	56.953	0.167	65.433
	+ ERROR	+ 4.760	+ 0.053	+ 9.587	+ 0.067	+ 11.267
<i>C.laurifolius</i>	MEDIA	2.258	5.891	58.672	0.602	67.422
	+ ERROR	+ 0.898	+ 2.664	+ 9.820	+ 0.602	+ 10.148

Especie	(28-07-96)	Tallos	Hojas	Flores	Frutos	Total
<i>C.purgans</i>	MEDIA	3.935	1.482	1.101	17.165	23.683
	+ ERROR	+ 0.935	+ 0.619	+ 0.633	+ 4.504	+ 5.108
<i>C.scoparius</i>	MEDIA	2.883	37.555	1.187	6.711	48.336
	+ ERROR	+ 0.828	+ 4.961	+ 0.570	+ 0.875	+ 5.703
<i>A.hispanicus</i>	MEDIA	1.209	85.547	1.101	84.496	173.353
	+ ERROR	+ 0.676	+ 36.072	+ 0.374	+ 23.741	+ 60.316
<i>G.florida</i>	MEDIA	38.148	25.781	17.164	13.766	94.859
	+ ERROR	+ 14.219	+ 5.516	+ 4.727	+ 5.984	+ 20.164
<i>G.cinerea</i>	MEDIA	43.513	13.013	19.220	9.267	85.013
	+ ERROR	+ 20.067	+ 1.533	+ 4.893	+ 1.193	+ 22.353
<i>C.laurifolius</i>	MEDIA	4.023	170.969	44.742	3.953	223.695
	+ ERROR	+ 0.836	+ 40.586	+ 9.461	+ 1.633	+ 49.852

Especie	(28-08-96)	Tallos	Hojas	Flores	Frutos	Total
<i>C.purgans</i>	MEDIA	5.194	0.151	0.489	3.180	9.734
	+ ERROR	+ 1.849	+ 0.065	+ 0.374	+ 1.086	+ 0.561
<i>C.scoparius</i>	MEDIA	1.555	13.969	0.141	11.328	26.984
	+ ERROR	+ 0.969	+ 3.891	+ 0.094	+ 3.086	+ 0.211
<i>A.hispanicus</i>	MEDIA	0.899	20.540	0.511	13.928	35.878
	+ ERROR	+ 0.647	+ 8.806	+ 0.237	+ 2.748	+ 11.993
<i>G.florida</i>	MEDIA	28.805	23.242	0.367	7.367	59.781
	+ ERROR	+ 6.898	+ 2.625	+ 0.297	+ 3.875	+ 8.391
<i>G.cinerea</i>	MEDIA	48.207	0.747	0.993	23.853	73.800
	+ ERROR	+ 11.067	+ 0.613	+ 0.307	+ 4.413	+ 16.053
<i>C.laurifolius</i>	MEDIA	3.047	61.727	0.242	9.195	74.211
	+ ERROR	+ 0.891	+ 19.250	+ 0.141	+ 1.609	+ 17.180

Especie	(28-09-96)	Tallos	Hojas	Flores	Frutos	Total
<i>C.purgans</i>	MEDIA	76.374	0.050	0.252	5.093	81.770
	± ERROR	± 19.050	± 0.029	± 0.093	± 1.554	± 20.374
<i>C.scoparius</i>	MEDIA	44.516	0.898	0.148	3.656	49.219
	± ERROR	± 4.516	± 0.203	± 0.078	± 1.555	± 4.328
<i>A.hispanicus</i>	MEDIA	17.511	22.043	0.288	8.590	48.432
	± ERROR	± 2.180	± 5.662	± 0.144	± 4.640	± 7.496
<i>G.florida</i>	MEDIA	57.383	30.391	0.156	9.773	97.703
	± ERROR	± 10.016	± 12.414	± 0.078	± 5.352	± 14.789
<i>G.cinerea</i>	MEDIA	51.313	0.073	0.280	4.167	55.827
	± ERROR	± 14.253	± 0.060	± 0.060	± 1.060	± 15.273
<i>C.laurifolius</i>	MEDIA	31.141	17.437	1.312	14.383	64.273
	± ERROR	± 10.273	± 10.086	± 0.680	± 0.844	± 20.570

Especie	(27-10-96)	Tallos	Hojas	Flores	Frutos	Total
<i>C.purgans</i>	MEDIA	4.583	0.007	0	0.302	4.892
	± ERROR	± 0.504	0	0	± 0.029	± 0.475
<i>C.scoparius</i>	MEDIA	5.727	0.023	0	0.172	5.922
	± ERROR	± 1.359	± 0.008	0	± 0.117	± 1.461
<i>A.hispanicus</i>	MEDIA	1.834	9.619	0	0.050	11.496
	± ERROR	± 0.978	± 7.367	0	± 0.050	± 7.367
<i>G.florida</i>	MEDIA	8.367	12.328	0	0.437	21.133
	± ERROR	± 1.867	± 3.578	0	± 0.406	± 4.945
<i>G.cinerea</i>	MEDIA	14.153	0	0	0.153	14.307
	± ERROR	± 10.453	0	0	± 0.073	± 10.500
<i>C.laurifolius</i>	MEDIA	8.039	4.023	0	3.648	15.711
	± ERROR	± 5.500	± 1.695	0	± 1.383	± 5.133

Especie	(27-11-96)	Tallos	Hojas	Flores	Frutos	Total
<i>C.purgans</i>	MEDIA	7.029	0	0	0.352	7.381
	± ERROR	± 1.050	0	0	± 0.086	± 0.806
<i>C.scoparius</i>	MEDIA	3.594	0.008	0	1.117	4.711
	± ERROR	± 1.023	± 0.008	0	± 0.125	± 1.039
<i>A.hispanicus</i>	MEDIA	0.345	5.273	0	0	5.619
	± ERROR	± 0.187	± 1.590	0	0	± 1.748
<i>G.florida</i>	MEDIA	13.594	2.680	0	0.133	16.406
	± ERROR	± 7.500	± 0.547	0	± 0.078	± 6.937
<i>G.cinerea</i>	MEDIA	14.373	0	0	0.013	14.393
	± ERROR	± 5.600	0	0	± 0.013	± 5.613
<i>C.laurifolius</i>	MEDIA	7.648	3.469	0	6.023	17.141
	± ERROR	± 2.937	± 0.844	0	± 2.125	± 4.867

Especie	(27-12-96)	Tallos	Hojas	Flores	Frutos	Total
<i>C.purgans</i>	MEDIA	7.252	0	0	0.352	7.604
	± ERROR	± 1.691	0	0	± 0.101	± 1.784
<i>C.scoparius</i>	MEDIA	4.008	0	0	0.148	4.156
	± ERROR	± 0.180	0	0	± 0.148	± 0.281
<i>A.hispanicus</i>	MEDIA	2.504	4.122	0	0	6.626
	± ERROR	± 1.547	± 0.950	0	0	± 2.381
<i>G.florida</i>	MEDIA	4.461	1.773	0	0.187	6.430
	± ERROR	± 1.156	± 0.516	0	± 0.109	± 1.047
<i>G.cinerea</i>	MEDIA	6.820	0	0	0.133	6.953
	± ERROR	± 2.707	0	0	± 0.113	± 2.667
<i>C.laurifolius</i>	MEDIA	3.320	1.031	0	3.672	8.023
	± ERROR	± 0.594	± 0.094	0	± 1.016	± 1.320

Especie	(27-01-97)	Tallos	Hojas	Flores	Frutos	Total
<i>C.purgans</i>	MEDIA	4.834	0	0	0	4.834
	± ERROR	± 1.180	0	0	0	± 1.180
<i>C.scoparius</i>	MEDIA	8.445	0	0	0.125	8.617
	± ERROR	± 2.437	0	0	± 0.125	± 2.555
<i>A.hispanicus</i>	MEDIA	4.626	2.367	0	0	6.993
	± ERROR	± 2.324	± 0.173	0	0	± 2.496
<i>G.florida</i>	MEDIA	5.141	0.352	0	0.141	5.625
	± ERROR	± 2.586	± 0.125	0	± 0.141	± 2.414
<i>G.cinerea</i>	MEDIA	2.993	0	0	0	2.993
	± ERROR	± 1.193	0	0	0	± 1.193
<i>C.laurifolius</i>	MEDIA	12.469	0.617	0	6.859	19.145
	± ERROR	± 4.711	± 0.172	0	± 0.953	± 4.906

Especie	(28-02-97)	Tallos	Hojas	Flores	Frutos	Total
<i>C.purgans</i>	MEDIA	5.899	0	0	0.072	5.971
	± ERROR	± 0.424	0	0	± 0.057	± 0.410
<i>C.scoparius</i>	MEDIA	8.094	0	0	0.156	8.250
	± ERROR	± 1.937	0	0	± 0.109	± 2.031
<i>A.hispanicus</i>	MEDIA	6.273	4.655	0	0	10.928
	± ERROR	± 3.331	± 2.360	0	0	± 3.331
<i>G.florida</i>	MEDIA	8.187	0.359	0	0.125	8.680
	± ERROR	± 2.516	± 0.062	0	± 0.125	± 2.336
<i>G.cinerea</i>	MEDIA	6.247	0	0	0.007	6.247
	± ERROR	± 2.167	0	0	± 0.007	± 2.167
<i>C.laurifolius</i>	MEDIA	4.508	0.633	0	0.836	5.969
	± ERROR	± 1.797	± 0.633	0	± 0.070	± 1.766

Especie	(29-03-97)	Tallos	Hojas	Flores	Frutos	Total
<i>C.purgans</i>	MEDIA	1.504	0	0	0	1.504
	± ERROR	± 0.173	0	0	0	± 0.173
<i>C.scoparius</i>	MEDIA	2.094	0	0	0	2.094
	± ERROR	± 0.617	0	0	0	± 0.617
<i>A.hispanicus</i>	MEDIA	0.950	7.173	2.316	0.014	10.453
	± ERROR	± 0.683	± 2.252	± 1.158	± 0.014	± 2.252
<i>G.florida</i>	MEDIA	1.531	0.078	0	0	1.609
	± ERROR	± 1.430	± 0.031	0	0	± 1.461
<i>G.cinerea</i>	MEDIA	3.293	0	0	0	3.293
	± ERROR	± 1.140	0	0	0	± 1.140
<i>C.laurifolius</i>	MEDIA	1.133	0	0	0	1.133
	± ERROR	± 0.734	0	0	0	± 0.734

Especie	(27-04-97)	Tallos	Hojas	Flores	Frutos	Total
<i>C.purgans</i>	MEDIA	1.381	0.050	2.986	0.065	4.475
	± ERROR	± 0.043	± 0.043	± 1.611	± 0.021	± 1.683
<i>C.scoparius</i>	MEDIA	0.586	0.195	2.398	0	3.180
	± ERROR	± 0.195	± 0.086	± 1.750	0	± 1.695
<i>A.hispanicus</i>	MEDIA	0.950	12.518	17.093	6.439	37.000
	± ERROR	± 0.309	± 8.331	± 7.280	± 4.115	± 15.007
<i>G.florida</i>	MEDIA	2.258	1.227	0	0.016	3.500
	± ERROR	± 1.070	± 0.641	0	± 0.016	± 1.531
<i>G.cinerea</i>	MEDIA	2.300	0.073	0.233	0	2.607
	± ERROR	± 0.613	± 0.060	± 0.120	0	± 0.693
<i>C.laurifolius</i>	MEDIA	0.789	0.148	0	0.047	0.977
	± ERROR	± 0.531	± 0.148	0	± 0.031	± 0.711

Especie	(28-05-97)	Tallos	Hojas	Flores	Frutos	Total
<i>C.purgans</i>	MEDIA	5.396	0.281	7.496	3.259	16.424
	± ERROR	± 0.683	± 0.108	± 0.784	± 1.647	± 1.885
<i>C.scoparius</i>	MEDIA	2.117	1.828	28.437	0.695	33.078
	± ERROR	± 0.648	± 0.437	± 16.617	± 0.453	± 16.883
<i>A.hispanicus</i>	MEDIA	1.381	34.935	3.036	8.842	48.187
	± ERROR	± 0.223	± 22.633	± 1.057	± 7.007	± 21.194
<i>G.florida</i>	MEDIA	4.352	3.906	1.039	0.141	9.437
	± ERROR	± 2.430	± 0.969	± 0.211	± 0.070	± 3.516
<i>G.cinerea</i>	MEDIA	6.713	0.247	7.280	0	14.240
	± ERROR	± 2.827	± 0.153	± 2.807	0	± 4.187
<i>C.laurifolius</i>	MEDIA	3.047	2.937	1.008	2.891	9.883
	± ERROR	± 0.851	± 1.375	± 1.008	± 1.601	± 1.164

Especie	(29-06-97)	Tallos	Hojas	Flores	Frutos	Total
<i>C.purgans</i>	MEDIA	5.748	0.072	0.065	9.986	15.870
	± ERROR	± 0.453	± 0.050	± 0.014	± 3.784	± 2.798
<i>C.scoparius</i>	MEDIA	4.555	5.937	7.711	3.680	21.883
	± ERROR	± 1.570	± 1.461	± 3.766	± 2.031	± 3.672
<i>A.hispanicus</i>	MEDIA	1.870	56.863	0.604	11.439	70.784
	± ERROR	± 0.151	± 21.619	± 0.108	± 4.683	± 19.993
<i>G.florida</i>	MEDIA	19.703	7.516	38.734	1.992	67.945
	± ERROR	± 2.766	± 0.703	± 14.555	± 0.711	± 17.641
<i>G.cinerea</i>	MEDIA	10.840	1.433	34.760	1.767	48.807
	± ERROR	± 3.567	± 0.713	± 15.213	± 0.600	± 14.560
<i>C.laurifolius</i>	MEDIA	5.469	12.930	55.219	3.008	76.617
	± ERROR	± 1.750	± 4.570	± 12.101	± 1.117	± 15.726

Especie	(27-07-97)	Tallos	Hojas	Flores	Frutos	Total
<i>C.purgans</i>	MEDIA	2.352	0.072	0.086	8.914	11.424
	+ ERROR	+ 0.403	+ 0.050	+ 0.036	+ 3.791	+ 3.784
<i>C.scoparius</i>	MEDIA	1.602	23.680	0.531	8.898	34.711
	+ ERROR	+ 0.328	+ 6.609	+ 0.320	+ 2.969	+ 8.008
<i>A.hispanicus</i>	MEDIA	2.784	87.849	0.252	36.029	126.906
	+ ERROR	+ 1.626	+ 19.403	+ 0.115	+ 16.611	+ 27.712
<i>G.florida</i>	MEDIA	22.336	13.000	5.852	7.359	48.547
	+ ERROR	+ 3.016	+ 1.430	+ 0.945	+ 0.492	+ 3.617
<i>G.cinerea</i>	MEDIA	20.873	1.467	0.773	2.993	26.100
	+ ERROR	+ 10.387	+ 0.427	+ 0.173	+ 0.633	+ 10.573
<i>C.laurifolius</i>	MEDIA	2.078	63.828	9.500	3.148	78.547
	+ ERROR	+ 0.562	+ 21.180	+ 4.766	+ 0.961	+ 18.500

Especie	(27-08-97)	Tallos	Hojas	Flores	Frutos	Total
<i>C.purgans</i>	MEDIA	2.065	0.079	0.014	3.799	5.950
	+ ERROR	+ 0.345	+ 0.072	+ 0.007	+ 1.403	+ 0.198
<i>C.scoparius</i>	MEDIA	0.297	36.305	0.086	19.555	56.242
	+ ERROR	+ 0.133	+ 11.359	+ 0.086	+ 4.023	+ 15.016
<i>A.hispanicus</i>	MEDIA	1.468	62.906	0.022	10.597	74.993
	+ ERROR	+ 0.734	+ 14.057	+ 0.022	+ 1.914	+ 16.331
<i>G.florida</i>	MEDIA	19.047	12.414	0.312	4.562	36.328
	+ ERROR	+ 6.094	+ 1.773	+ 0.109	+ 0.617	+ 5.101
<i>G.cinerea</i>	MEDIA	53.107	2.113	0.533	10.127	65.887
	+ ERROR	+ 22.753	+ 1.560	+ 0.347	+ 5.453	+ 26.007
<i>C.laurifolius</i>	MEDIA	1.781	112.187	3.750	3.609	121.328
	+ ERROR	+ 0.508	+ 28.734	+ 0.226	+ 0.672	+ 29.047

Especie	(27-09-97)	Tallos	Hojas	Flores	Frutos	Total
<i>C.purgans</i>	MEDIA	2.158	0	0	2.417	4.575
	+ ERROR	+ 0.453	0	0	+ 0.748	+ 1.115
<i>C.scoparius</i>	MEDIA	1.848	5.195	0	8.531	15.203
	+ ERROR	+ 0.578	+ 1.992	0	+ 1.226	+ 1.781
<i>A.hispanicus</i>	MEDIA	2.000	13.273	0	7.446	22.719
	+ ERROR	+ 0.806	+ 3.036	0	+ 0.899	+ 3.575
<i>G.florida</i>	MEDIA	18.922	13.445	0	9.641	42.008
	+ ERROR	+ 6.047	+ 2.344	0	+ 3.344	+ 11.266
<i>G.cinerea</i>	MEDIA	23.000	0.320	0.093	2.907	26.313
	+ ERROR	+ 9.247	+ 0.167	+ 0.053	+ 0.660	+ 9.967
<i>C.laurifolius</i>	MEDIA	2.531	24.844	0.906	5.773	34.047
	+ ERROR	+ 1.187	+ 2.734	+ 0.141	+ 0.500	+ 3.851

Especie	(27-10-97)	Tallos	Hojas	Flores	Frutos	Total
<i>C.purgans</i>	MEDIA	1.691	0	0	1.575	3.266
	+ ERROR	+ 0.252	0	0	+ 0.590	+ 0.647
<i>C.scoparius</i>	MEDIA	1.719	0.047	0	6.117	7.891
	+ ERROR	+ 0.539	+ 0.008	0	+ 1.391	+ 1.492
<i>A.hispanicus</i>	MEDIA	1.727	5.705	0	3.942	11.381
	+ ERROR	+ 1.288	+ 0.748	0	+ 1.165	+ 1.604
<i>G.florida</i>	MEDIA	9.953	12.156	0	3.687	25.797
	+ ERROR	+ 3.750	+ 2.336	0	+ 0.609	+ 6.555
<i>G.cinerea</i>	MEDIA	9.127	0.007	0	2.227	11.367
	+ ERROR	+ 2.967	+ 0.007	0	+ 0.600	+ 3.540
<i>C.laurifolius</i>	MEDIA	2.703	11.852	0	5.656	20.211
	+ ERROR	+ 1.047	+ 3.367	0	+ 1.492	+ 1.594

Especie	(29-11-97)	Tallos	Hojas	Flores	Frutos	Total
<i>C.purgans</i>	MEDIA	3.921	0	0	2.273	6.194
	+ ERROR	+ 0.849	0	0	+ 0.849	+ 0.050
<i>C.scoparius</i>	MEDIA	5.852	0	0	7.187	13.047
	+ ERROR	+ 0.883	0	0	+ 2.805	+ 3.492
<i>A.hispanicus</i>	MEDIA	4.511	11.604	0	12.367	28.482
	+ ERROR	+ 2.655	+ 1.396	0	+ 6.180	+ 4.273
<i>G.florida</i>	MEDIA	26.641	8.078	0	8.211	42.930
	+ ERROR	+ 10.547	+ 1.898	0	+ 3.453	+ 6.601
<i>G.cinerea</i>	MEDIA	28.620	0	0	2.047	30.667
	+ ERROR	+ 4.127	0	0	+ 0.680	+ 3.707
<i>C.laurifolius</i>	MEDIA	13.133	9.617	0	28.375	51.125
	+ ERROR	+ 2.766	+ 2.922	0	+ 10.547	+ 11.164

Especie (29-12-97)		Tallos	Hojas	Flores	Frutos	Total
<i>C.purgans</i>	MEDIA	3.878	0	0	0.158	4.043
	± ERROR	± 2.122	0	0	± 0.158	± 2.050
<i>C.scoparius</i>	MEDIA	3.172	0	0	1.586	4.758
	± ERROR	± 0.968	0	0	± 1.008	± 1.891
<i>A.hispanicus</i>	MEDIA	2.532	7.000	0	4.885	14.417
	± ERROR	± 1.705	± 1.122	0	± 2.446	± 3.892
<i>G.florida</i>	MEDIA	9.328	1.328	0	1.703	12.359
	± ERROR	± 3.406	± 0.094	0	± 0.922	± 2.445
<i>G.cinerea</i>	MEDIA	11.753	0	0	0.433	12.193
	± ERROR	± 0.807	0	0	± 0.247	± 0.633
<i>C.laurifolius</i>	MEDIA	3.484	1.125	0	3.164	7.773
	± ERROR	± 0.914	± 0.633	0	± 1.719	± 2.148

Especie (31-01-98)		Tallos	Hojas	Flores	Frutos	Total
<i>C.purgans</i>	MEDIA	4.626	0	0	0.187	4.813
	± ERROR	± 1.539	0	0	± 0.108	± 1.497
<i>C.scoparius</i>	MEDIA	3.539	0	0	0.031	3.570
	± ERROR	± 1.187	0	0	± 0.031	± 1.219
<i>A.hispanicus</i>	MEDIA	1.928	3.842	0	2.734	8.504
	± ERROR	± 0.942	± 0.791	0	± 1.381	± 1.806
<i>G.florida</i>	MEDIA	4.750	0.516	0	0.484	5.750
	± ERROR	± 1.891	± 0.031	0	± 0.156	± 1.711
<i>G.cinerea</i>	MEDIA	9.913	0	0	0.233	10.147
	± ERROR	± 4.007	0	0	± 0.233	± 3.887
<i>C.laurifolius</i>	MEDIA	5.133	2.172	0	1.875	9.180
	± ERROR	± 2.750	± 0.969	0	± 0.976	± 3.109

Especie (28-02-98)		Tallos	Hojas	Flores	Frutos	Total
<i>C.purgans</i>	MEDIA	2.777	0	0	0.043	2.820
	± ERROR	± 0.906	0	0	± 0.043	± 0.878
<i>C.scoparius</i>	MEDIA	5.320	0	0	0.133	5.453
	± ERROR	± 1.445	0	0	± 0.133	± 1.492
<i>A.hispanicus</i>	MEDIA	1.460	4.770	0	0.662	6.885
	± ERROR	± 0.568	± 0.741	0	± 0.388	± 0.568
<i>G.florida</i>	MEDIA	2.867	0.305	0	0.234	3.406
	± ERROR	± 0.859	± 0.094	0	± 0.148	± 1.070
<i>G.cinerea</i>	MEDIA	14.640	0	0	0.107	14.747
	± ERROR	± 5.200	0	0	± 0.107	± 5.167
<i>C.laurifolius</i>	MEDIA	3.586	0.461	0	1.422	5.469
	± ERROR	± 1.367	± 0.234	0	± 0.211	± 1.047

8. Carbono orgánico (%), nitrógeno total (%) y relación C/N del desfronde de los 6 arbustos

<i>Cytisus purgans</i>		% Carbono	% Nitrógeno	%C / %N
	MEDIA	25.556	2.002	12.952
(TALLOS)	± ERROR	± 1.659	± 0.120	± 1.588
	MEDIA	25.889	2.414	10.813
(HOJAS)	± ERROR	± 0.801	± 0.134	± 0.844
	MEDIA	25.667	4.412	5.836
(FLORES)	± ERROR	± 0.358	± 0.195	± 0.218
	MEDIA	20.889	0.975	21.521
(FRUTOS)	± ERROR	± 0.401	± 0.049	± 1.037

<i>Cytisus scoparius</i>		% Carbono	% Nitrógeno	%C / %N
	MEDIA	25.889	2.500	10.480
(TALLOS)	± ERROR	± 0.969	± 0.150	± 1.028
	MEDIA	27.000	2.852	9.578
(HOJAS)	± ERROR	± 0.694	± 0.183	± 0.868
	MEDIA	26.556	3.814	6.984
(FLORES)	± ERROR	± 0.294	± 0.132	± 0.320
	MEDIA	23.111	1.410	16.522
(FRUTOS)	± ERROR	± 0.969	± 0.072	± 1.381

<i>Adenocarpus hispanicus</i>		% Carbono	% Nitrógeno	%C / %N
	MEDIA	25.000	1.846	14.186
(TALLOS)	± ERROR	± 0.770	± 0.262	± 2.255
	MEDIA	27.556	2.137	13.029
(HOJAS)	± ERROR	± 0.294	± 0.150	± 0.976
	MEDIA	25.222	5.142	4.921
(FLORES)	± ERROR	± 0.294	± 0.181	± 0.218
	MEDIA	24.333	1.664	15.256
(FRUTOS)	± ERROR	± 0.385	± 0.268	± 1.983

<i>Genista florida</i>		% Carbono	% Nitrógeno	%C / %N
	MEDIA	23.667	1.680	14.247
(TALLOS)	± ERROR	± 0.839	± 0.145	± 1.008
	MEDIA	26.333	2.292	11.497
(HOJAS)	± ERROR	± 0.590	± 0.064	± 0.108
	MEDIA	25.333	3.248	7.823
(FLORES)	± ERROR	± 0.769	± 0.083	± 0.238
	MEDIA	22.444	1.467	15.475
(FRUTOS)	± ERROR	± 0.484	± 0.117	± 1.132

<i>Genista cinerea</i>		% Carbono	% Nitrógeno	%C / %N
	MEDIA	24.667	1.729	14.795
(TALLOS)	± ERROR	± 1.836	± 0.193	± 2.534
	MEDIA	26.778	2.037	13.158
(HOJAS)	± ERROR	± 0.619	± 0.034	± 0.494
	MEDIA	26.111	2.394	10.946
(FLORES)	± ERROR	± 0.484	± 0.100	± 0.493
	MEDIA	23.111	1.325	17.648
(FRUTOS)	± ERROR	± 0.728	± 0.084	± 1.632

<i>Cistus laurifolius</i>		% Carbono	% Nitrógeno	%C / %N
	MEDIA	22.889	1.158	20.236
(TALLOS)	± ERROR	± 0.484	± 0.119	± 2.312
	MEDIA	22.778	0.644	35.676
(HOJAS)	± ERROR	± 0.729	± 0.034	± 2.887
	MEDIA	24.111	0.794	30.452
(FLORES)	± ERROR	± 0.444	± 0.026	± 1.222
	MEDIA	21.445	0.544	39.364
(FRUTOS)	± ERROR	± 1.470	± 0.029	± 0.863

9. Porcentaje de tallos, hojas, flores y frutos y pérdida de peso al secar de 25 °C a 70 °C la hojarasca de los 6 arbustos recogida en mayo-septiembre (1994)

Especie	Tallos		Hojas		Flores		Frutos		Total	
	(25°C)	(70°C)	(25°C)	(70°C)	(25°C)	(70°C)	(25°C)	(70°C)	(25°C)	(70°C)
<i>C.purgans</i>										
MEDIA	0.559	0.530	0.024	0.022	1.258	1.183	8.159	7.630	10.000	9.365
± ERROR	±0.030	±0.028	±0.006	±0.006	±0.246	±0.230	±0.225	±0.209	±0.000	±0.005
Porcentaje	5.590	5.659	0.240	0.235	12.580	12.632	81.590	81.473	100.000	
Pérdida (g)		0.029		0.002		0.075		0.529		0.635
<i>C.scoparius</i>										
MEDIA	0.180	0.168	0.661	0.618	2.814	2.622	6.344	5.911	10.000	9.319
± ERROR	±0.018	±0.017	±0.113	±0.106	±0.193	±0.179	±0.301	±0.281	±0.000	±0.001
Porcentaje	1.800	1.803	6.610	6.632	28.140	28.136	63.440	63.429	100.000	
Pérdida (g)		0.012		0.068		0.192		0.362		0.681
<i>A.hispanicus</i>										
MEDIA	0.124	0.116	6.491	6.106	0.280	0.259	3.105	2.886	10.000	9.368
± ERROR	±0.021	±0.019	±0.331	±0.309	±0.044	±0.041	±0.339	±0.317	±0.000	±0.009
Porcentaje	1.240	1.238	64.910	65.179	2.800	2.764	31.050	30.807	100.000	
Pérdida (g)		0.008		0.385		0.021		0.219		0.632
<i>G.florida</i>										
MEDIA	0.870	0.814	0.986	0.921	6.482	6.023	1.663	1.546	10.000	9.305
± ERROR	±0.096	±0.090	±0.042	±0.038	±0.134	±0.123	±0.110	±0.103	±0.000	±0.004
Porcentaje	8.700	8.748	9.860	9.898	64.820	64.729	16.630	16.615	100.000	
Pérdida (g)		0.056		0.065		0.459		0.117		0.695
<i>G.cinerea</i>										
MEDIA	0.732	0.690	0.205	0.192	7.380	6.907	1.683	1.572	10.000	9.361
± ERROR	±0.067	±0.063	±0.033	±0.031	±0.032	±0.032	±0.098	±0.091	±0.000	±0.007
Porcentaje	7.320	7.371	2.050	2.051	73.800	73.784	16.830	16.793	100.000	
Pérdida (g)		0.042		0.013		0.473		0.111		0.639
<i>C.laurifolius</i>										
MEDIA	0.444	0.410	5.865	5.434	2.108	1.929	1.586	1.469	10.000	9.241
± ERROR	±0.107	±0.099	±0.240	±0.219	±0.072	±0.069	±0.179	±0.166	±0.000	±0.005
Porcentaje	4.440	4.437	58.650	58.803	21.080	20.874	15.860	15.896	100.000	
Pérdida (g)		0.034		0.431		0.179		0.117		0.759

10. Masa remanente (g peso seco) de la descomposición de la hojarasca de los 6 arbustos enterrada desde el 13-10-94 al 11-12-94 (779 días)

Especie	(000 días)	Remanente	Descompuesto
<i>C.purgans</i>	MEDIA	10.000	0.000
	+ ERROR	+ 0.000	+ 0.000
<i>C.scoparius</i>	MEDIA	10.000	0.000
	+ ERROR	+ 0.000	+ 0.000
<i>A.hispanicus</i>	MEDIA	10.000	0.000
	+ ERROR	+ 0.000	+ 0.000
<i>G.florida</i>	MEDIA	10.000	0.000
	+ ERROR	+ 0.000	+ 0.000
<i>G.cinerea</i>	MEDIA	10.000	0.000
	+ ERROR	+ 0.000	+ 0.000
<i>C.laurifolius</i>	MEDIA	10.000	0.000
	+ ERROR	+ 0.000	+ 0.000

Especie	(059 días)	Remanente	Descompuesto
<i>C.purgans</i>	MEDIA	7.128	2.872
	+ ERROR	+ 0.165	+ 0.165
<i>C.scoparius</i>	MEDIA	7.070	2.930
	+ ERROR	+ 0.040	+ 0.040
<i>A.hispanicus</i>	MEDIA	7.338	2.662
	+ ERROR	+ 0.254	+ 0.254
<i>G.florida</i>	MEDIA	6.403	3.597
	+ ERROR	+ 0.311	+ 0.311
<i>G.cinerea</i>	MEDIA	7.502	2.498
	+ ERROR	+ 0.224	+ 0.224
<i>C.laurifolius</i>	MEDIA	8.133	1.867
	+ ERROR	+ 0.172	+ 0.172

Especie	(122 días)	Remanente	Descompuesto
<i>C.purgans</i>	MEDIA	7.102	2.898
	+ ERROR	+ 0.183	+ 0.183
<i>C.scoparius</i>	MEDIA	6.713	3.287
	+ ERROR	+ 0.353	+ 0.353
<i>A.hispanicus</i>	MEDIA	6.821	3.179
	+ ERROR	+ 0.338	+ 0.338
<i>G.florida</i>	MEDIA	5.281	4.719
	+ ERROR	+ 0.181	+ 0.181
<i>G.cinerea</i>	MEDIA	6.475	3.525
	+ ERROR	+ 0.418	+ 0.418
<i>C.laurifolius</i>	MEDIA	8.025	1.975
	+ ERROR	+ 0.270	+ 0.270

Especie	(179 días)	Remanente	Descompuesto
<i>C.purgans</i>	MEDIA	5.925	4.075
	+ ERROR	+ 0.125	+ 0.125
<i>C.scoparius</i>	MEDIA	6.139	3.861
	+ ERROR	+ 0.291	+ 0.291
<i>A.hispanicus</i>	MEDIA	5.626	4.374
	+ ERROR	+ 0.068	+ 0.068
<i>G.florida</i>	MEDIA	4.249	5.751
	+ ERROR	+ 0.368	+ 0.368
<i>G.cinerea</i>	MEDIA	5.682	4.318
	+ ERROR	+ 0.357	+ 0.357
<i>C.laurifolius</i>	MEDIA	7.134	2.866
	+ ERROR	+ 0.153	+ 0.153

Especie	(240 días)	Remanente	Descompuesto
<i>C.purgans</i>	MEDIA	5.762	4.238
	+ ERROR	+ 0.151	+ 0.151
<i>C.scoparius</i>	MEDIA	5.018	4.982
	+ ERROR	+ 0.400	+ 0.400
<i>A.hispanicus</i>	MEDIA	5.659	4.341
	+ ERROR	+ 0.226	+ 0.226
<i>G.florida</i>	MEDIA	4.830	5.170
	+ ERROR	+ 0.191	+ 0.191
<i>G.cinerea</i>	MEDIA	4.512	5.488
	+ ERROR	+ 0.313	+ 0.313
<i>C.laurifolius</i>	MEDIA	6.911	3.089
	+ ERROR	+ 0.084	+ 0.084

Especie	(300 días)	Remanente	Descompuesto
<i>C.purgans</i>	MEDIA	5.795	4.205
	± ERROR	± 0.177	± 0.177
<i>C.scoparius</i>	MEDIA	5.076	4.924
	± ERROR	± 0.714	± 0.714
<i>A.hispanicus</i>	MEDIA	5.216	4.784
	± ERROR	± 0.149	± 0.149
<i>G.florida</i>	MEDIA	3.723	6.277
	± ERROR	± 0.311	± 0.311
<i>G.cinerea</i>	MEDIA	4.256	5.744
	± ERROR	± 0.364	± 0.364
<i>C.laurifolius</i>	MEDIA	6.063	3.937
	± ERROR	± 0.277	± 0.277

Especie	(359 días)	Remanente	Descompuesto
<i>C.purgans</i>	MEDIA	5.468	4.532
	± ERROR	± 0.519	± 0.519
<i>C.scoparius</i>	MEDIA	5.321	4.679
	± ERROR	± 0.371	± 0.371
<i>A.hispanicus</i>	MEDIA	5.064	4.936
	± ERROR	± 0.130	± 0.130
<i>G.florida</i>	MEDIA	3.612	6.388
	± ERROR	± 0.457	± 0.457
<i>G.cinerea</i>	MEDIA	4.228	5.772
	± ERROR	± 0.645	± 0.645
<i>C.laurifolius</i>	MEDIA	5.925	4.075
	± ERROR	± 0.171	± 0.171

Especie	(419 días)	Remanente	Descompuesto
<i>C.purgans</i>	MEDIA	4.949	5.051
	± ERROR	± 0.170	± 0.170
<i>C.scoparius</i>	MEDIA	4.207	5.793
	± ERROR	± 0.041	± 0.041
<i>A.hispanicus</i>	MEDIA	4.729	5.271
	± ERROR	± 0.034	± 0.034
<i>G.florida</i>	MEDIA	4.046	5.954
	± ERROR	± 0.062	± 0.062
<i>G.cinerea</i>	MEDIA	3.468	6.532
	± ERROR	± 0.299	± 0.299
<i>C.laurifolius</i>	MEDIA	6.132	3.868
	± ERROR	± 0.318	± 0.318

Especie	(478 días)	Remanente	Descompuesto
<i>C.purgans</i>	MEDIA	4.457	5.543
	± ERROR	± 0.342	± 0.342
<i>C.scoparius</i>	MEDIA	4.674	5.326
	± ERROR	± 0.038	± 0.038
<i>A.hispanicus</i>	MEDIA	4.423	5.577
	± ERROR	± 0.177	± 0.177
<i>G.florida</i>	MEDIA	3.008	6.992
	± ERROR	± 0.201	± 0.201
<i>G.cinerea</i>	MEDIA	4.438	5.562
	± ERROR	± 0.379	± 0.379
<i>C.laurifolius</i>	MEDIA	5.947	4.053
	± ERROR	± 0.074	± 0.074

Especie	(537 días)	Remanente	Descompuesto
<i>C.purgans</i>	MEDIA	5.132	4.868
	± ERROR	± 0.131	± 0.131
<i>C.scoparius</i>	MEDIA	4.358	5.642
	± ERROR	± 0.213	± 0.213
<i>A.hispanicus</i>	MEDIA	3.046	6.954
	± ERROR	± 0.242	± 0.242
<i>G.florida</i>	MEDIA	3.276	6.724
	± ERROR	± 0.535	± 0.535
<i>G.cinerea</i>	MEDIA	3.855	6.145
	± ERROR	± 0.393	± 0.393
<i>C.laurifolius</i>	MEDIA	5.489	4.511
	± ERROR	± 0.187	± 0.187

<u>Especie</u>	<u>(597 días)</u>	<u>Remanente</u>	<u>Descompuesto</u>
<i>C.purgans</i>	MEDIA	4.096	5.904
	± ERROR	± 0.175	± 0.175
<i>C.scoparius</i>	MEDIA	3.557	6.443
	± ERROR	± 0.176	± 0.176
<i>A.hispanicus</i>	MEDIA	3.118	6.882
	± ERROR	± 0.387	± 0.387
<i>G.florida</i>	MEDIA	3.079	6.921
	± ERROR	± 0.075	± 0.075
<i>G.cinerea</i>	MEDIA	3.255	6.745
	± ERROR	± 0.353	± 0.353
<i>C.laurifolius</i>	MEDIA	5.072	4.928
	± ERROR	± 0.220	± 0.220

<u>Especie</u>	<u>(658 días)</u>	<u>Remanente</u>	<u>Descompuesto</u>
<i>C.purgans</i>	MEDIA	4.229	5.771
	± ERROR	± 0.168	± 0.168
<i>C.scoparius</i>	MEDIA	3.632	6.368
	± ERROR	± 0.170	± 0.170
<i>A.hispanicus</i>	MEDIA	3.491	6.509
	± ERROR	± 0.171	± 0.171
<i>G.florida</i>	MEDIA	2.576	7.424
	± ERROR	± 0.304	± 0.304
<i>G.cinerea</i>	MEDIA	3.163	6.837
	± ERROR	± 0.414	± 0.414
<i>C.laurifolius</i>	MEDIA	4.622	5.378
	± ERROR	± 0.049	± 0.049

<u>Especie</u>	<u>(719 días)</u>	<u>Remanente</u>	<u>Descompuesto</u>
<i>C.purgans</i>	MEDIA	4.199	5.801
	± ERROR	± 0.104	± 0.104
<i>C.scoparius</i>	MEDIA	3.841	6.159
	± ERROR	± 0.161	± 0.161
<i>A.hispanicus</i>	MEDIA	2.987	7.013
	± ERROR	± 0.085	± 0.085
<i>G.florida</i>	MEDIA	3.065	6.935
	± ERROR	± 0.311	± 0.311
<i>G.cinerea</i>	MEDIA	2.821	7.179
	± ERROR	± 0.039	± 0.039
<i>C.laurifolius</i>	MEDIA	4.696	5.304
	± ERROR	± 0.108	± 0.108

<u>Especie</u>	<u>(779 días)</u>	<u>Remanente</u>	<u>Descompuesto</u>
<i>C.purgans</i>	MEDIA	3.823	6.177
	± ERROR	± 0.060	± 0.060
<i>C.scoparius</i>	MEDIA	2.855	7.145
	± ERROR	± 0.051	± 0.051
<i>A.hispanicus</i>	MEDIA	2.038	7.962
	± ERROR	± 0.045	± 0.045
<i>G.florida</i>	MEDIA	2.186	7.814
	± ERROR	± 0.144	± 0.144
<i>G.cinerea</i>	MEDIA	2.930	7.070
	± ERROR	± 0.083	± 0.083
<i>C.laurifolius</i>	MEDIA	3.481	6.519
	± ERROR	± 0.151	± 0.151

11. Carbono orgánico (%), nitrógeno total (%), nitrógeno amonio (ppm), nitrógeno nitrato (ppm) y relación C/N remanentes de la descomposición de la hojarasca de los 6 arbustos enterrada desde el 13-10-94 al 11-12-94 (779 días)

Especie	(000 días)	Carbono(%)	N-total(%)	N-amonio(ppm)	N-nitrato(ppm)	%C / %N
<i>Cytisus</i>	MEDIA	22.833	2.175	433.333	105.250	10.577
<i>purgans</i>	+ ERROR	+ 0.300	+ 0.144	+ 33.860	+ 0.904	+ 0.602
<i>Cytisus</i>	MEDIA	20.250	2.056	386.667	108.000	9.910
<i>scoparius</i>	+ ERROR	+ 0.764	+ 0.082	+ 27.016	+ 9.521	+ 0.787
<i>Adenocarpus</i>	MEDIA	23.000	2.475	308.333	110.042	9.310
<i>hispanicus</i>	+ ERROR	+ 0.144	+ 0.072	+ 15.833	+ 2.748	+ 0.301
<i>Genista</i>	MEDIA	20.917	3.142	366.667	101.083	6.746
<i>florida</i>	+ ERROR	+ 0.333	+ 0.275	+ 22.376	+ 4.744	+ 0.502
<i>Genista</i>	MEDIA	22.167	2.725	455.833	93.458	8.197
<i>cinerea</i>	+ ERROR	+ 0.300	+ 0.192	+ 2.205	+ 0.410	+ 0.442
<i>Cistus</i>	MEDIA	19.583	1.285	189.000	89.042	15.251
<i>laurifolius</i>	+ ERROR	+ 0.441	+ 0.042	+ 5.911	+ 1.047	+ 0.359

Especie	(059 días)	Carbono(%)	N-total(%)	N-amonio(ppm)	N-nitrato(ppm)	%C / %N
<i>Cytisus</i>	MEDIA	19.267	2.025	215.167	58.375	9.643
<i>purgans</i>	+ ERROR	+ 0.067	+ 0.169	+ 3.844	+ 0.832	+ 0.772
<i>Cytisus</i>	MEDIA	17.200	1.923	241.417	69.708	8.961
<i>scoparius</i>	+ ERROR	+ 0.993	+ 0.032	+ 18.583	+ 1.228	+ 0.508
<i>Adenocarpus</i>	MEDIA	17.733	2.206	220.583	76.083	8.189
<i>hispanicus</i>	+ ERROR	+ 0.481	+ 0.192	+ 10.265	+ 1.805	+ 0.866
<i>Genista</i>	MEDIA	14.867	2.312	284.167	66.875	6.448
<i>florida</i>	+ ERROR	+ 0.437	+ 0.090	+ 9.610	+ 2.353	+ 0.318
<i>Genista</i>	MEDIA	16.200	1.919	232.667	65.958	8.764
<i>cinerea</i>	+ ERROR	+ 0.529	+ 0.229	+ 8.988	+ 0.464	+ 1.381
<i>Cistus</i>	MEDIA	17.600	1.179	165.583	71.250	15.356
<i>laurifolius</i>	+ ERROR	+ 0.305	+ 0.148	+ 5.485	+ 1.986	+ 1.721

Especie	(122 días)	Carbono(%)	N-total(%)	N-amonio(ppm)	N-nitrato(ppm)	%C / %N
<i>Cytisus</i>	MEDIA	18.467	1.771	183.583	54.125	10.690
<i>purgans</i>	+ ERROR	+ 0.240	+ 0.194	+ 21.502	+ 2.025	+ 1.195
<i>Cytisus</i>	MEDIA	17.800	1.827	245.917	60.958	9.757
<i>scoparius</i>	+ ERROR	+ 0.462	+ 0.061	+ 11.666	+ 1.710	+ 0.316
<i>Adenocarpus</i>	MEDIA	20.133	2.889	241.000	62.958	6.994
<i>hispanicus</i>	+ ERROR	+ 0.667	+ 0.170	+ 12.380	+ 2.238	+ 0.269
<i>Genista</i>	MEDIA	16.600	2.569	322.500	54.000	6.465
<i>florida</i>	+ ERROR	+ 0.611	+ 0.037	+ 20.966	+ 1.543	+ 0.260
<i>Genista</i>	MEDIA	17.533	1.879	248.583	61.000	9.375
<i>cinerea</i>	+ ERROR	+ 0.176	+ 0.099	+ 10.395	+ 1.383	+ 0.431
<i>Cistus</i>	MEDIA	18.200	1.375	194.667	71.667	13.374
<i>laurifolius</i>	+ ERROR	+ 0.503	+ 0.118	+ 10.599	+ 5.805	+ 0.816

Especie	(179 días)	Carbono(%)	N-total(%)	N-amonio(ppm)	N-nitrato(ppm)	%C / %N
<i>Cytisus</i>	MEDIA	20.067	1.433	115.333	53.083	14.159
<i>purgans</i>	+ ERROR	+ 0.176	+ 0.110	+ 4.908	+ 1.993	+ 1.051
<i>Cytisus</i>	MEDIA	18.867	1.485	148.833	74.375	12.743
<i>scoparius</i>	+ ERROR	+ 0.636	+ 0.043	+ 4.693	+ 2.641	+ 0.754
<i>Adenocarpus</i>	MEDIA	20.133	2.310	152.917	75.833	8.853
<i>hispanicus</i>	+ ERROR	+ 0.353	+ 0.207	+ 6.016	+ 2.646	+ 0.681
<i>Genista</i>	MEDIA	15.200	1.962	193.000	65.958	7.851
<i>florida</i>	+ ERROR	+ 0.611	+ 0.204	+ 8.931	+ 1.446	+ 0.544
<i>Genista</i>	MEDIA	18.467	1.654	139.917	75.458	11.614
<i>cinerea</i>	+ ERROR	+ 0.067	+ 0.245	+ 6.207	+ 2.887	+ 1.520
<i>Cistus</i>	MEDIA	17.333	1.033	121.500	78.667	16.814
<i>laurifolius</i>	+ ERROR	+ 0.176	+ 0.038	+ 4.544	+ 4.026	+ 0.544

Especie	(240 días)	Carbono(%)	N-total(%)	N-amonio(ppm)	N-nitrato(ppm)	%C / %N
Cytisus	MEDIA	18.467	1.550	166.750	77.792	11.928
purgans	± ERROR	± 0.067	± 0.041	± 3.413	± 2.702	± 0.263
Cytisus	MEDIA	17.933	1.512	152.917	74.125	11.990
scoparius	± ERROR	± 0.569	± 0.148	± 3.686	± 2.444	± 0.905
Adenocarpus	MEDIA	19.733	2.483	181.750	78.917	7.997
hispanicus	± ERROR	± 0.882	± 0.209	± 4.260	± 6.242	± 0.303
Genista	MEDIA	14.533	2.185	211.917	80.208	6.602
florida	± ERROR	± 1.702	± 0.117	± 12.939	± 2.552	± 0.447
Genista	MEDIA	16.533	1.856	196.500	81.625	8.934
cinerea	± ERROR	± 0.437	± 0.087	± 12.567	± 8.132	± 0.354
Cistus	MEDIA	16.867	1.048	133.083	79.333	16.123
laurifolius	± ERROR	± 0.577	± 0.023	± 3.583	± 4.675	± 0.807

Especie	(300 días)	Carbono(%)	N-total(%)	N-amonio(ppm)	N-nitrato(ppm)	%C / %N
Cytisus	MEDIA	17.267	1.467	170.667	57.958	11.770
purgans	± ERROR	± 0.636	± 0.005	± 4.149	± 0.873	± 0.395
Cytisus	MEDIA	17.067	1.606	173.750	63.375	10.743
scoparius	± ERROR	± 0.371	± 0.105	± 1.283	± 1.283	± 0.914
Adenocarpus	MEDIA	17.467	2.298	208.000	74.958	7.728
hispanicus	± ERROR	± 0.657	± 0.246	± 10.434	± 5.183	± 0.648
Genista	MEDIA	15.667	2.139	265.500	76.208	7.440
florida	± ERROR	± 0.481	± 0.194	± 9.005	± 2.830	± 0.688
Genista	MEDIA	16.133	1.921	170.083	74.792	8.415
cinerea	± ERROR	± 0.570	± 0.080	± 4.857	± 1.812	± 0.325
Cistus	MEDIA	16.533	1.156	169.000	71.750	14.425
laurifolius	± ERROR	± 0.133	± 0.072	± 1.064	± 2.376	± 1.015

Especie	(359 días)	Carbono(%)	N-total(%)	N-amonio(ppm)	N-nitrato(ppm)	%C / %N
Cytisus	MEDIA	16.067	1.492	158.917	65.417	10.807
purgans	± ERROR	± 0.353	± 0.067	± 8.186	± 1.119	± 0.462
Cytisus	MEDIA	14.200	1.608	213.917	79.000	8.882
scoparius	± ERROR	± 0.346	± 0.108	± 9.694	± 2.724	± 0.410
Adenocarpus	MEDIA	16.933	2.352	248.750	89.750	7.254
hispanicus	± ERROR	± 0.521	± 0.156	± 11.924	± 1.627	± 0.475
Genista	MEDIA	15.467	2.310	248.917	100.083	6.773
florida	± ERROR	± 0.133	± 0.172	± 15.821	± 3.470	± 0.526
Genista	MEDIA	15.400	2.192	247.583	83.958	7.146
cinerea	± ERROR	± 0.200	± 0.218	± 6.391	± 3.405	± 0.609
Cistus	MEDIA	15.600	1.125	182.333	80.917	13.993
laurifolius	± ERROR	± 0.305	± 0.075	± 6.792	± 2.522	± 0.983

Especie	(419 días)	Carbono(%)	N-total(%)	N-amonio(ppm)	N-nitrato(ppm)	%C / %N
Cytisus	MEDIA	16.733	1.854	196.333	73.000	9.109
purgans	± ERROR	± 0.267	± 0.140	± 14.988	± 5.795	± 0.567
Cytisus	MEDIA	16.467	1.964	256.667	80.958	8.383
scoparius	± ERROR	± 0.581	± 0.052	± 7.265	± 0.458	± 0.217
Adenocarpus	MEDIA	16.067	2.931	290.833	84.542	6.195
hispanicus	± ERROR	± 0.291	± 0.031	± 9.391	± 2.024	± 0.294
Genista	MEDIA	13.667	2.610	296.667	81.708	5.250
florida	± ERROR	± 0.176	± 0.103	± 12.444	± 5.839	± 0.191
Genista	MEDIA	17.133	2.283	283.667	77.625	7.552
cinerea	± ERROR	± 0.521	± 0.108	± 19.930	± 2.115	± 0.528
Cistus	MEDIA	13.733	1.260	190.750	76.458	10.908
laurifolius	± ERROR	± 0.240	± 0.040	± 6.658	± 1.861	± 0.217

Especie	(478 días)	Carbono(%)	N-total(%)	N-amonio(ppm)	N-nitrato(ppm)	%C / %N
Cytisus	MEDIA	15.733	1.881	235.167	81.583	8.431
purgans	± ERROR	± 0.811	± 0.109	± 4.238	± 3.670	± 0.701
Cytisus	MEDIA	15.733	2.073	322.500	85.958	7.691
scoparius	± ERROR	± 0.067	± 0.168	± 11.456	± 3.370	± 0.626
Adenocarpus	MEDIA	15.067	2.531	316.667	74.333	5.952
hispanicus	± ERROR	± 1.353	± 0.227	± 3.632	± 1.228	± 0.073
Genista	MEDIA	12.533	2.335	285.000	71.750	5.378
florida	± ERROR	± 0.533	± 0.041	± 7.638	± 0.402	± 0.326
Genista	MEDIA	15.267	2.079	235.417	70.875	7.366
cinerea	± ERROR	± 0.467	± 0.098	± 5.920	± 1.125	± 0.316
Cistus	MEDIA	13.667	1.271	185.917	65.375	10.792
laurifolius	± ERROR	± 1.139	± 0.125	± 2.892	± 2.462	± 0.329

Especie	(537 días)	Carbono(%)	N-total(%)	N-amonio(ppm)	N-nitrato(ppm)	%C / %N
<i>Cytisus</i>	MEDIA	14.333	1.942	236.667	66.417	7.465
<i>purgans</i>	+ ERROR	+ 0.467	+ 0.121	+ 1.530	+ 2.671	+ 0.677
<i>Cytisus</i>	MEDIA	15.733	2.075	280.833	73.500	7.602
<i>scoparius</i>	+ ERROR	+ 0.581	+ 0.047	+ 6.508	+ 5.582	+ 0.448
<i>Adenocarpus</i>	MEDIA	17.400	2.402	262.167	72.792	7.294
<i>hispanicus</i>	+ ERROR	+ 1.332	+ 0.222	+ 9.248	+ 2.898	+ 0.498
<i>Genista</i>	MEDIA	12.800	2.214	244.000	66.458	5.814
<i>florida</i>	+ ERROR	+ 0.808	+ 0.092	+ 3.224	+ 0.551	+ 0.510
<i>Genista</i>	MEDIA	15.333	2.110	227.500	67.250	7.476
<i>cinerea</i>	+ ERROR	+ 1.073	+ 0.255	+ 7.327	+ 0.439	+ 1.077
<i>Cistus</i>	MEDIA	15.400	1.377	197.500	68.542	11.236
<i>laurifolius</i>	+ ERROR	+ 0.529	+ 0.048	+ 8.464	+ 2.873	+ 0.762

Especie	(597 días)	Carbono(%)	N-total(%)	N-amonio(ppm)	N-nitrato(ppm)	%C / %N
<i>Cytisus</i>	MEDIA	16.067	2.146	235.083	72.042	7.513
<i>purgans</i>	+ ERROR	+ 0.176	+ 0.076	+ 14.157	+ 1.525	+ 0.357
<i>Cytisus</i>	MEDIA	17.667	2.392	254.000	72.083	7.435
<i>scoparius</i>	+ ERROR	+ 0.437	+ 0.117	+ 9.987	+ 0.583	+ 0.503
<i>Adenocarpus</i>	MEDIA	18.133	2.510	229.833	76.083	7.271
<i>hispanicus</i>	+ ERROR	+ 0.291	+ 0.158	+ 7.440	+ 1.302	+ 0.577
<i>Genista</i>	MEDIA	13.667	2.558	245.500	76.667	5.325
<i>florida</i>	+ ERROR	+ 0.677	+ 0.062	+ 6.016	+ 2.053	+ 0.326
<i>Genista</i>	MEDIA	16.533	2.014	219.333	76.375	8.236
<i>cinerea</i>	+ ERROR	+ 0.570	+ 0.059	+ 5.069	+ 2.005	+ 0.506
<i>Cistus</i>	MEDIA	13.800	1.339	180.333	83.917	10.340
<i>laurifolius</i>	+ ERROR	+ 0.416	+ 0.070	+ 7.938	+ 1.722	+ 0.436

Especie	(658 días)	Carbono(%)	N-total(%)	N-amonio(ppm)	N-nitrato(ppm)	%C / %N
<i>Cytisus</i>	MEDIA	17.067	1.883	210.333	65.583	9.072
<i>purgans</i>	+ ERROR	+ 0.353	+ 0.054	+ 8.026	+ 3.619	+ 0.239
<i>Cytisus</i>	MEDIA	17.533	2.419	250.833	70.208	7.285
<i>scoparius</i>	+ ERROR	+ 0.291	+ 0.110	+ 4.693	+ 2.162	+ 0.405
<i>Adenocarpus</i>	MEDIA	17.000	2.829	279.167	63.375	6.087
<i>hispanicus</i>	+ ERROR	+ 0.916	+ 0.303	+ 13.869	+ 2.526	+ 0.365
<i>Genista</i>	MEDIA	15.600	2.485	280.000	76.250	6.265
<i>florida</i>	+ ERROR	+ 1.137	+ 0.054	+ 6.291	+ 4.377	+ 0.353
<i>Genista</i>	MEDIA	16.000	1.952	232.833	64.250	8.388
<i>cinerea</i>	+ ERROR	+ 0.346	+ 0.196	+ 15.193	+ 1.553	+ 0.963
<i>Cistus</i>	MEDIA	14.733	1.254	225.833	68.667	11.865
<i>laurifolius</i>	+ ERROR	+ 0.467	+ 0.082	+ 17.263	+ 3.542	+ 0.988

Especie	(719 días)	Carbono(%)	N-total(%)	N-amonio(ppm)	N-nitrato(ppm)	%C / %N
<i>Cytisus</i>	MEDIA	17.000	2.052	206.500	58.375	8.387
<i>purgans</i>	+ ERROR	+ 0.231	+ 0.151	+ 17.048	+ 1.348	+ 0.698
<i>Cytisus</i>	MEDIA	16.533	2.098	218.667	62.458	7.969
<i>scoparius</i>	+ ERROR	+ 1.378	+ 0.122	+ 5.087	+ 1.530	+ 0.908
<i>Adenocarpus</i>	MEDIA	18.000	2.564	256.083	62.083	7.018
<i>hispanicus</i>	+ ERROR	+ 0.529	+ 0.026	+ 9.603	+ 2.671	+ 0.184
<i>Genista</i>	MEDIA	15.667	2.587	276.667	69.333	6.049
<i>florida</i>	+ ERROR	+ 0.811	+ 0.029	+ 7.407	+ 0.843	+ 0.246
<i>Genista</i>	MEDIA	16.267	1.904	212.333	77.583	8.654
<i>cinerea</i>	+ ERROR	+ 0.867	+ 0.109	+ 5.613	+ 5.570	+ 0.976
<i>Cistus</i>	MEDIA	14.733	1.419	193.750	61.708	10.423
<i>laurifolius</i>	+ ERROR	+ 0.521	+ 0.081	+ 11.764	+ 1.242	+ 0.403

Especie	(779 días)	Carbono(%)	N-total(%)	N-amonio(ppm)	N-nitrato(ppm)	%C / %N
<i>Cytisus</i>	MEDIA	16.133	1.854	231.667	78.208	9.568
<i>purgans</i>	+ ERROR	+ 0.267	+ 0.078	+ 7.237	+ 1.746	+ 0.384
<i>Cytisus</i>	MEDIA	17.267	2.248	247.167	83.542	8.061
<i>scoparius</i>	+ ERROR	+ 0.371	+ 0.119	+ 4.037	+ 1.741	+ 0.697
<i>Adenocarpus</i>	MEDIA	15.000	2.342	266.750	84.042	6.688
<i>hispanicus</i>	+ ERROR	+ 0.503	+ 0.074	+ 12.531	+ 4.397	+ 0.423
<i>Genista</i>	MEDIA	14.600	2.217	313.333	85.542	7.253
<i>florida</i>	+ ERROR	+ 0.503	+ 0.119	+ 12.276	+ 3.005	+ 0.387
<i>Genista</i>	MEDIA	17.133	1.925	198.417	84.792	9.795
<i>cinerea</i>	+ ERROR	+ 1.009	+ 0.141	+ 3.468	+ 1.693	+ 1.150
<i>Cistus</i>	MEDIA	15.667	1.244	210.583	84.167	12.628
<i>laurifolius</i>	+ ERROR	+ 0.333	+ 0.055	+ 8.508	+ 2.361	+ 0.393

12. Textura del suelo recogido debajo de los 6 arbustos y de un control sin
arbustos el 19-10-96

	Control	Cytisus <i>purgans</i>	Cytisus <i>scoparius</i>	Adenocarpus <i>hispanicus</i>	Genista <i>florida</i>	Genista <i>cinerea</i>	Cistus <i>laurifolius</i>
% arcillas.....	15.385 ± 0.110	19.872 ± 0.641	15.385 ± 1.923	19.872 ± 0.634	19.231 ± 0.000	23.718 ± 0.642	15.385 ± 1.904
% limos.....	14.103 ± 2.564	6.410 ± 0.601	3.846 ± 1.112	3.846 ± 1.915	6.410 ± 0.640	6.410 ± 1.282	6.410 ± 0.000
% arenas.....	70.512 ± 1.696	73.718 ± 0.680	80.769 ± 0.104	76.982 ± 1.710	74.359 ± 0.633	69.871 ± 1.659	78.205 ± 0.720
Denominación textura..	Franco arenosa	Franco arenosa	Franco arenosa	Franco arenosa	Franco arenosa	Franco arcillo arenosa	Franco arenosa

Cálculo de los porcentajes de limos, arcillas y arenas

% limos + arcillas	= (nº divisiones hasta 1.002 en la primera lectura).	3.8462
% arcillas	= (nº divisiones hasta 1.002 en la segunda lectura).	3.8462
% limos	= (% limos + arcillas) - (% arcillas)	
% arenas	= 100 - (% limos + arcillas)	

13. Capacidad máxima de retención de agua (ml/g) de 5 g de suelo recogido
debajo de los 6 arbustos y de un control sin arbustos el 27-8-97

Suelo		ml	ml/g
	MEDIA	2.389	0.478
<i>C.purgans</i>	± ERROR	± 0.188	± 0.038
	MEDIA	2.356	0.471
<i>C.scoparius</i>	± ERROR	± 0.115	± 0.023
	MEDIA	2.667	0.533
<i>A.hispanicus</i>	± ERROR	± 0.067	± 0.013
	MEDIA	1.872	0.374
<i>G.florida</i>	± ERROR	± 0.089	± 0.018
	MEDIA	2.611	0.522
<i>G.cinerea</i>	± ERROR	± 0.059	± 0.012
	MEDIA	2.217	0.443
<i>C.laurifolius</i>	± ERROR	± 0.044	± 0.009
	MEDIA	1.205	0.241
Control	± ERROR	± 0.064	± 0.013

14. pH del suelo recogido debajo de los 6 arbustos y de un control sin arbustos el 19-10-96

Suelo		pH
	MEDIA	4.283
<i>C.purgans</i>	± ERROR	± 0.088
	MEDIA	5.850
<i>C.scoparius</i>	± ERROR	± 0.132
	MEDIA	4.883
<i>A.hispanicus</i>	± ERROR	± 0.577
	MEDIA	5.033
<i>G.florida</i>	± ERROR	± 0.044
	MEDIA	4.450
<i>G.cinerea</i>	± ERROR	± 0.076
	MEDIA	5.500
<i>C.laurifolius</i>	± ERROR	± 0.189
	MEDIA	6.550
Control	± ERROR	± 0.202

15. Capacidad de intercambio catiónico (cmol_c/kg) del suelo recogido debajo de los 6 arbustos y de un control sin arbustos el 27-8-97

Suelo		Ión-analizador		Espectrofotómetro	
		lectura	cmol _c /kg	Lectura	cmol _c /kg
	MEDIA	3.353	29.940	12.700	25.845
<i>C.purgans</i>	± ERROR	± 0.221	± 1.970	± 2.022	± 2.023
	MEDIA	3.133	27.976	14.867	23.545
<i>C.scoparius</i>	± ERROR	± 0.147	± 1.313	± 0.895	± 0.799
	MEDIA	4.370	39.018	8.767	30.551
<i>A.hispanicus</i>	± ERROR	± 0.405	± 3.616	± 1.185	± 1.853
	MEDIA	2.767	24.702	19.967	20.226
<i>G.florida</i>	± ERROR	± 0.433	± 3.865	± 3.702	± 2.708
	MEDIA	4.050	36.161	11.100	27.368
<i>G.cinerea</i>	± ERROR	± 0.216	± 1.931	± 1.054	± 1.176
	MEDIA	2.580	23.036	21.233	19.764
<i>C.laurifolius</i>	± ERROR	± 0.240	± 2.144	± 4.964	± 3.477
	MEDIA	2.060	18.393	23.233	17.844
Control	± ERROR	± 0.057	± 0.508	± 1.922	± 1.116

16. Carbono orgánico (%), nitrógeno total (%), nitrógeno amonio (ppm), nitrógeno nitrato (ppm) y relación C/N del suelo recogido debajo de los 6 arbustos y de un control sin arbustos el 19-10-96

Suelo		Carbono(%)	N-total(%)	N-amonio(ppm)	N-nitrato(ppm)	%C / %N
<i>Cytisus</i>	MEDIA	3.567	0.492	48.400	12.183	7.479
<i>purgans</i>	± ERROR	± 0.295	± 0.085	± 3.005	± 0.845	± 0.731
<i>Cytisus</i>	MEDIA	0.553	0.073	11.053	5.162	7.430
<i>scoparius</i>	± ERROR	± 0.180	± 0.021	± 2.236	± 1.189	± 0.331
<i>Adenocarpus</i>	MEDIA	1.983	0.308	27.800	9.517	6.299
<i>hispanicus</i>	± ERROR	± 0.394	± 0.026	± 2.316	± 0.447	± 0.790
<i>Genista</i>	MEDIA	1.440	0.188	19.167	7.643	8.056
<i>florida</i>	± ERROR	± 0.162	± 0.039	± 1.841	± 3.679	± 1.711
<i>Genista</i>	MEDIA	3.317	0.408	36.433	8.783	8.107
<i>cinerea</i>	± ERROR	± 0.335	± 0.005	± 0.921	± 1.999	± 0.736
<i>Cistus</i>	MEDIA	1.307	0.153	17.100	2.095	8.628
<i>laurifolius</i>	± ERROR	± 0.141	± 0.020	± 1.970	± 0.319	± 0.297
	MEDIA	0.133	0.198	3.103	2.182	7.123
Control	± ERROR	± 0.018	± 0.025	± 0.229	± 0.210	± 1.736

17. Carbono orgánico (%), nitrógeno total (%) y relación C/N del suelo
recogido debajo de los 6 arbustos a 3 distancias y 3 profundidades
el 15-5-97

		BASE (0-10 cm)			BASE (10-20 cm)			BASE (20-30 cm)		
Suelo		% C	% N	%C/%N	% C	% N	%C/%N	% C	% N	%C/%N
<i>Cytisus</i>	MEDIA	2.183	0.382	5.655	1.783	0.298	6.023	1.350	0.317	4.255
<i>purgans</i>	+ ERROR	+0.434	+0.013	+0.919	+0.159	+0.021	+0.567	+0.180	+0.033	+0.291
<i>Cytisus</i>	MEDIA	1.413	0.177	8.379	0.800	0.077	11.097	0.693	0.087	8.609
<i>scoparius</i>	+ ERROR	+0.196	+0.037	+1.035	+0.023	+0.013	+2.147	+0.027	+0.018	+1.618
<i>Adenocarpus</i>	MEDIA	2.733	0.340	8.006	2.417	0.230	10.510	1.750	0.187	9.459
<i>hispanicus</i>	+ ERROR	+0.433	+0.045	+0.323	+0.148	+0.005	+0.733	+0.200	+0.023	+0.940
<i>Genista</i>	MEDIA	1.643	0.223	7.199	0.860	0.118	7.189	0.520	0.078	6.516
<i>florida</i>	+ ERROR	+0.388	+0.039	+0.802	+0.321	+0.043	+0.275	+0.160	+0.022	+0.895
<i>Genista</i>	MEDIA	3.567	0.434	8.415	1.950	0.265	7.631	1.867	0.247	7.554
<i>cinerea</i>	+ ERROR	+0.319	+0.060	+0.991	+0.362	+0.027	+1.999	+0.292	+0.021	+0.860
<i>Cistus</i>	MEDIA	1.607	0.160	10.915	0.793	0.077	11.318	0.653	0.063	18.220
<i>laurifolius</i>	+ ERROR	+0.247	+0.041	+1.809	+0.577	+0.038	+1.659	+0.202	+0.036	+7.764

		DOSEL (0-10 cm)			DOSEL (10-20 cm)			DOSEL (20-30 cm)		
Suelo		% C	% N	%C/%N	% C	% N	%C/%N	% C	% N	%C/%N
<i>Cytisus</i>	MEDIA	1.583	0.331	4.814	1.433	0.243	5.656	1.567	0.364	4.324
<i>purgans</i>	+ ERROR	+0.164	+0.013	+0.566	+0.537	+0.074	+0.942	+0.347	+0.072	+0.474
<i>Cytisus</i>	MEDIA	1.793	0.266	8.197	0.767	0.113	6.927	0.673	0.107	6.823
<i>scoparius</i>	+ ERROR	+0.411	+0.097	+1.988	+0.122	+0.020	+0.544	+0.063	+0.022	+1.517
<i>Adenocarpus</i>	MEDIA	3.630	0.469	7.612	2.450	0.271	8.994	0.983	0.173	5.328
<i>hispanicus</i>	+ ERROR	+1.290	+0.145	+0.425	+0.437	+0.025	+1.336	+0.392	+0.021	+1.603
<i>Genista</i>	MEDIA	1.047	0.153	9.080	0.300	0.054	5.768	0.267	0.087	3.160
<i>florida</i>	+ ERROR	+0.554	+0.104	+2.962	+0.092	+0.020	+1.069	+0.081	+0.022	+0.921
<i>Genista</i>	MEDIA	2.667	0.372	7.218	1.983	0.314	6.449	1.900	0.325	5.739
<i>cinerea</i>	+ ERROR	+0.109	+0.016	+0.577	+0.073	+0.036	+0.609	+0.404	+0.021	+0.975
<i>Cistus</i>	MEDIA	1.950	0.206	9.266	0.887	0.093	9.420	0.720	0.086	9.554
<i>laurifolius</i>	+ ERROR	+0.626	+0.056	+0.576	+0.183	+0.016	+1.195	+0.308	+0.044	+1.322

		FUERA (0-10 cm)			FUERA (10-20 cm)			FUERA (20-30 cm)		
Suelo		% C	% N	%C/%N	% C	% N	%C/%N	% C	% N	%C/%N
<i>Cytisus</i>	MEDIA	2.933	0.360	7.728	1.367	0.217	6.389	0.943	0.181	7.441
<i>purgans</i>	+ ERROR	+1.065	+0.008	+1.279	+0.217	+0.026	+0.974	+0.413	+0.094	+2.297
<i>Cytisus</i>	MEDIA	0.927	0.177	5.277	0.453	0.074	6.444	0.420	0.090	4.879
<i>scoparius</i>	+ ERROR	+0.277	+0.046	+0.646	+0.087	+0.019	+0.669	+0.023	+0.012	+0.807
<i>Adenocarpus</i>	MEDIA	2.883	0.447	6.127	1.717	0.251	6.873	0.933	0.174	5.599
<i>hispanicus</i>	+ ERROR	+0.848	+0.091	+0.890	+0.092	+0.018	+0.426	+0.183	+0.036	+0.931
<i>Genista</i>	MEDIA	1.410	0.249	5.382	0.447	0.100	4.620	0.533	0.096	4.913
<i>florida</i>	+ ERROR	+0.829	+0.127	+0.560	+0.123	+0.031	+0.285	+0.274	+0.037	+0.811
<i>Genista</i>	MEDIA	2.816	0.399	7.111	2.083	0.348	5.938	2.233	0.280	7.873
<i>cinerea</i>	+ ERROR	+0.347	+0.036	+0.864	+0.309	+0.026	+0.561	+0.442	+0.021	+1.048
<i>Cistus</i>	MEDIA	1.200	0.232	5.292	0.867	0.162	5.759	0.607	0.122	5.716
<i>laurifolius</i>	+ ERROR	+0.291	+0.066	+0.237	+0.188	+0.055	+0.626	+0.232	+0.053	+0.952

**18. Desprendimiento de CO₂ (mgCO₂/20 g) del suelo recogido debajo de los 6
arbustos y de un control sin arbustos el 27-8-97**

Día	<i>C.purgans</i>	<i>C.scoparius</i>	<i>A.hispanicus</i>	<i>G.florida</i>	<i>G.cinerea</i>	<i>C.laurifolius</i>	Control
01							
MEDIA	3.593	3.997	4.693	1.943	1.907	2.053	1.100
± ERROR	± 1.255	± 0.540	± 1.511	± 0.807	± 1.027	± 1.175	± 0.582
02							
MEDIA	2.677	2.457	3.080	1.247	1.870	1.687	0.440
± ERROR	± 0.642	± 0.493	± 0.833	± 0.350	± 0.416	± 0.857	± 0.386
03							
MEDIA	3.263	2.823	2.603	1.650	3.410	1.870	0.220
± ERROR	± 2.040	± 0.925	± 1.336	± 0.229	± 1.465	± 1.226	± 0.220
04							
MEDIA	2.603	2.823	2.677	0.513	1.907	2.090	0.110
± ERROR	± 1.691	± 0.867	± 0.912	± 0.361	± 1.488	± 1.525	± 0.110
05							
MEDIA	2.860	2.200	3.043	0.183	2.603	2.237	0.037
± ERROR	± 2.076	± 0.496	± 1.614	± 0.132	± 1.209	± 1.140	± 0.037
06							
MEDIA	2.493	3.447	3.630	0.367	2.677	0.953	1.027
± ERROR	± 0.569	± 1.075	± 1.477	± 0.223	± 1.308	± 0.636	± 1.027
07							
MEDIA	1.137	1.907	2.897	0.110	2.457	0.367	0.293
± ERROR	± 0.758	± 0.984	± 0.819	± 0.110	± 1.615	± 0.367	± 0.160
08							
MEDIA	3.557	1.650	2.677	1.137	3.300	0.000	0.183
± ERROR	± 2.350	± 0.554	± 1.974	± 0.097	± 1.944	± 0.000	± 0.183
09							
MEDIA	3.667	4.437	5.317	1.247	3.373	1.907	0.587
± ERROR	± 1.916	± 2.018	± 1.019	± 0.257	± 2.550	± 1.034	± 0.286
10							
MEDIA	2.347	2.347	0.843	1.393	1.320	1.503	0.990
± ERROR	± 2.347	± 1.582	± 0.509	± 1.080	± 0.732	± 1.503	± 0.830
11							
MEDIA	2.237	2.200	2.860	0.917	3.447	2.053	1.173
± ERROR	± 2.182	± 1.651	± 1.102	± 0.540	± 2.104	± 1.891	± 0.962
12							
MEDIA	1.797	1.283	2.603	0.697	2.090	2.090	0.000
± ERROR	± 1.797	± 0.673	± 1.195	± 0.697	± 1.049	± 2.090	± 0.000
13							
MEDIA	1.503	2.677	1.760	1.577	3.117	1.907	0.000
± ERROR	± 1.013	± 2.018	± 0.582	± 0.604	± 2.536	± 1.798	± 0.000
14							
MEDIA	1.320	2.127	1.540	0.513	3.153	3.677	0.550
± ERROR	± 1.320	± 1.409	± 0.959	± 0.513	± 1.780	± 2.510	± 0.496
15							
MEDIA	1.393	1.393	2.163	1.393	3.923	1.797	0.587
± ERROR	± 1.393	± 1.232	± 0.493	± 0.986	± 2.034	± 1.797	± 0.587
16							
MEDIA	3.300	2.420	2.237	2.970	5.867	2.970	0.477
± ERROR	± 3.300	± 2.204	± 1.691	± 1.580	± 3.104	± 2.341	± 0.477
17							
MEDIA	1.540	3.483	1.577	0.367	4.327	2.567	0.917
± ERROR	± 1.540	± 3.043	± 0.819	± 0.367	± 2.760	± 2.074	± 0.576
18							
MEDIA	3.263	2.970	2.127	1.173	4.290	3.007	0.733
± ERROR	± 3.263	± 2.090	± 0.763	± 0.639	± 3.205	± 0.661	± 0.529
19							
MEDIA	1.723	1.980	1.833	1.577	3.373	2.383	0.110
± ERROR	± 1.723	± 1.712	± 0.493	± 0.997	± 2.273	± 2.167	± 0.110
20							
MEDIA	2.017	1.467	3.923	1.980	4.987	5.683	0.953
± ERROR	± 1.165	± 0.972	± 1.624	± 0.554	± 2.364	± 2.717	± 0.744
MEDIA	2.414	2.504	2.704	1.148	3.170	2.140	0.524
± ERROR	± 0.187	± 0.190	± 0.241	± 0.160	± 0.254	± 0.265	± 0.089

19. Pérdida de peso al secar de 25 °C a 70 °C las tiras de papel Whatman 3MM

	25 °C	70 °C
MEDIA	3.150	3.038
± ERROR	± 0	± 0.001
Porcentaje	100.000	96.444
Pérdida (g)	0.112	

20. Masa remanente (g peso seco) de la descomposición de las tiras de papel Whatman 3MM enterradas en el suelo bajo los 6 arbustos y en un control sin arbustos desde el 29-03-97 al 12-08-97 (136 días)

Suelo	(136 días)	Remanente	Descompuesto	
			(g)	(%)
<i>C.purgans</i>	MEDIA	1.959	1.191	37.809
	± ERROR	± 0.229	± 0.229	± 7.267
<i>C.scoparius</i>	MEDIA	1.413	1.737	55.142
	± ERROR	± 0.260	± 0.260	± 8.258
<i>A.hispanicus</i>	MEDIA	1.719	1.431	45.428
	± ERROR	± 0.292	± 0.292	± 9.257
<i>G.florida</i>	MEDIA	0.793	2.357	74.825
	± ERROR	± 0.181	± 0.181	± 5.732
<i>G.cinerea</i>	MEDIA	0.791	2.359	74.888
	± ERROR	± 0.074	± 0.074	± 2.359
<i>C.laurifolius</i>	MEDIA	1.034	2.116	67.174
	± ERROR	± 0.286	± 0.286	± 9.079
Control	MEDIA	0.640	2.510	79.682
	± ERROR	± 0.391	± 0.391	± 12.409



BIBLIOTECA